

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS-GRIGNON.

CIRAD
IRCC.

THESE

Présentée par : **Philippe LACHENAUD**

Ingénieur Agronome de l'INA-PG.

Pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

Sujet :

FACTEURS DE LA FRUCTIFICATION CHEZ LE CACAOYER

(*THEOBROMA CACAO* L.)

Influence sur le nombre de graines par fruit.

Soutenue le 19 Décembre 1991 devant la commission d'examen
composée de :

A. GALLAIS, président,
A. CHARRIER, directeur,
J.C. COURDUROUX,
L. DECOURTYE, rapporteur,
A. B. ESKES, rapporteur

REMERCIEMENTS.

Il m'est agréable de remercier ici les personnes dont l'aide me fut indispensable ou précieuse :

Tout d'abord Julien BAMOUNI et Ouilly HAMADO, techniciens de la station de DIVO, qui ont effectué la majeure partie des observations et expériences décrites dans ce mémoire. Pour avoir travaillé de longues années avec eux, j'ai pu apprécier leur grande compétence, leur rigueur, leur courage et leur bonne humeur. Sachant ce qu'il en coûte de travailler avec autant d'application dans les cacaoyères peuplées d'insectes obstinés, qu'ils soient assurés, s'il en était besoin, de ma profonde estime.

André CHARRIER, qui est à l'origine du projet, a su m'apporter la motivation nécessaire. Malgré les kilomètres qui nous séparaient, ses conseils et encouragements ne m'ont jamais manqué. Tout comme ceux de Maurice IZARD, directeur de l'IRCC en Côte d'Ivoire, dont le franc soutien me fut précieux.

Marc BELIN, Raoul MULLER et le professeur André GALLAIS ont aplani tous les obstacles et permis l'aboutissement du travail.

Les membres du jury, Luc DECOURTYE, Jean-Claude COURDUROUX et Albertus ESKES, ont, malgré des occupations nombreuses, bien voulu juger mon travail et ont pu, pour certains, apporter une attention pointilleuse au texte.

Tous les collègues de l'IRCC ou du CIRAD, qui m'ont apporté aide et conseils, et tout particulièrement Jérôme BIGNON, Olivier SOUNIGO, Philippe BASTIDE, Claire LANAUD et Guy MOSSU, avec lesquels ont été réalisées certaines parties du travail.

Je ne saurais oublier ici André LOUE, pour ses indications bibliographiques intéressantes, de même que Jaime BORGES, dont la grande connaissance du comportement du cacaoyer à São Tomé me fut très utile, ainsi que de nombreux planteurs anonymes de Côte d'Ivoire, de São Tomé, d'Equateur, du Brésil, dont le savoir, différent de celui des chercheurs, me fut cependant toujours spontanément offert.

Enfin, je remercie tout particulièrement ma famille pour sa compréhension et sa patience.

FACTEURS DE LA FRUCTIFICATION CHEZ LE CACAOYER (*THEOBROMA CACAO* L.) .

INFLUENCE SUR LE NOMBRE DE GRAINES PAR FRUIT.

SOMMAIRE

	Pages
SOMMAIRE	3
RESUME	7
SUMMARY	8
MOTS-CLEFS ; KEYWORDS.	9
Sigles et abréviations utilisés.	10
INTRODUCTION	11
 CHAPITRE I : UNE PRESENTATION DU CACAOYER.	
1-1 <u>Quelques données générales.</u>	14
1-1-1 Botanique	14
1-1-2 Morphologie	15
1-1-3 Biologie de la reproduction	19
1-1-4 Fructification	24
1-1-5 Amélioration génétique du cacaoyer	25
1-1-6 Agronomie et problèmes sanitaires	26
1-2 <u>Les composantes de la production.</u>	28
1-3 <u>Les facteurs de la production.</u>	29
1-4 <u>Orientation des recherches.</u>	33
 CHAPITRE II: MATERIEL ET METHODES.	
2-1 <u>Matériel végétal.</u>	35
2-2 <u>Méthodes d'évaluation des facteurs.</u>	37
2-2-1 L'intensité de la floraison	37
2-2-2 Le nombre moyen d'ovules par ovaire	38
2-2-3 La pollinisation	38
2-2-4 La compatibilité	39
2-2-5 La viabilité du pollen	39
2-2-6 Le dénombrement des ovules fécondés et des graines	41
A-Nombre d'ovules fécondés dans les chérelles	
B-Nombre de graines dans les cabosses mûres	

2-3	<u>Méthodes statistiques.</u>	41
2-4	<u>Présentation.</u>	42

CHAPITRE III : LES COMPOSANTES DE LA PRODUCTION.

3-1	Relation entre le nombre total de cabosses (N) et le poids moyen de fèves fraîches par cabosse (\bar{P}).	43
3-2	Relation entre le nombre total de cabosses (N) et le nombre moyen de graines par cabosse (\bar{n}).	44
3-3	Relation entre le nombre moyen de graines par cabosse (\bar{n}) et le poids moyen d'une fève (\bar{p}).	45
3-4	Conclusions.	45

CHAPITRE IV : LES FACTEURS LIES A LA PRODUCTION EN NOMBRE DE CABOSSES.

4-1	La floraison.	47
4-2	La pollinisation.	49
	A- La charge en pollen des fleurs tombées	49
	B-Relation pollinisation-production en conditions naturelles.	50
4-3	L'origine génétique du pollen.	51
	A-En pollinisation manuelle avec des mélanges de pollen	51
	B-En pollinisation manuelle avec plusieurs pollens	52
	C-En pollinisation naturelle	53
4-4	Le flétrissement des fruits.	54
4-5	Conclusion.	55

CHAPITRE V : LES FACTEURS LIES AU NOMBRE MOYEN DE GRAINES PAR CABOSSE.

5-1	Introduction : le remplissage incomplet des cabosses.	56
	5-1-1 Le remplissage des cabosses en pollinisation naturelle	56
	5-1-2 Le remplissage des cabosses en pollinisation contrôlée	61
	5-1-3 Relations avec le phénomène "fèves plates"	61
	5-1-4 Synthèse	62
5-2	Le nombre d'ovules par ovaire.	63

5-2-1	Les variations du nombre d'ovules par ovaire	63
	A-Suivant l'environnement de l'arbre	63
	B-Suivant la position de la fleur sur l'arbre	65
	C-Valeur des génotypes	65
5-2-2	Relation entre le nombre moyen d'ovules par ovaire et le nombre moyen de graines par cabosse	66
5-2-3	Conclusion	67
5-3	La pollinisation.	70
5-3-1	Introduction	70
5-3-2	Durée de vie des fleurs en fonction des conditions de pollinisation	70
5-3-3	La charge en pollen des fleurs tombées	75
5-3-4	Conclusion	77
5-4	La germination du pollen.	80
5-4-1	Comparaison des taux de germination	80
5-4-2	Etude des styles et stigmates	81
5-4-3	Conclusion	82
5-5	L'origine génétique du pollen.	83
5-5-1	Influence de divers pollens en pollinisation manuelle	83
5-5-2	Influence de diverses compositions polliniques ambiantes	85
5-5-3	Conclusion	85
5-6	Le flétrissement des fruits.	87
5-6-1	Les chérelles flétries	87
5-6-2	Les chutes de fleurs nouées	89
5-6-3	Les chutes de jeunes chérelles	90
5-6-4	Conclusion	90
5-7	Les phénomènes nutritionnels.	91
5-7-1	Variations saisonnières	91
5-7-2	Variations suivant la position sur l'arbre	93
5-7-3	Variations suivant les conditions culturales	94
5-7-4	Réponse aux apports de bore	94
	A-Symptômes de déficience en bore	94
	B-Etude expérimentale	96
5-7-5	Conclusion	97
5-8	CONCLUSION.	104

CHAPITRE VI : LES FACTEURS LIES AU POIDS MOYEN D'UNE FEVE.

6-1	L'origine génétique du pollen.	106
6-1-1	Protocole	106
6-1-2	Résultats	107
	A-Corrélations	107
	B-Nombre moyen de graines par cabosse	108
	C-Poids moyen d'une fève	108
6-2	Les facteurs nutritionnels.	110
6-2-1	Variations saisonnières	110
6-2-2	Importance de l'arbre porteur	111
6-2-3	Variation suivant les conditions culturales	111
6-3	Conclusion.	112

CHAPITRE VII : DISCUSSION ET CONCLUSION.

7-1	Introduction.	113
7-2	Le rôle de la pollinisation.	115
7-2-1	Les expériences de pollinisation artificielle	115
7-2-2	Le faible taux de fleurs pollinisées	117
7-2-3	Le modèle de production	118
7-2-4	D'autres arguments pour une pollinisation naturelle suffisante	121
7-2-5	Conclusion	122
7-3	Le rôle de l'origine génétique du pollen.	125
7-4	Le rôle du bore.	128
7-4-1	Les rôles physiologiques du bore	128
7-4-2	Les aspects impliqués dans la déficience en bore chez le cacaoyer	129
7-4-3	L'importance du génotype	131
7-4-4	La correction de la déficience	132
7-4-5	Rapports avec la maladie du "balai-de-sorcière"	132
7-5	Applications en amélioration génétique cacaoyère.	135
7-5-1	Critères d'évaluation et de sélection	135
7-5-2	Travaux à réaliser	137
7-6	Applications en agronomie.	138
7-6-1	L'étude des dispositifs de plantation	138
7-6-2	La nutrition oligo-minérale et hydrique	139

BIBLIOGRAPHIE	140
----------------------	-----

ANNEXES	159
----------------	-----

RESUME.

L'influence des facteurs intervenant pendant la fructification de divers cultivars de cacaoyers est étudiée sur le nombre de cabosses, le nombre moyen de graines par cabosse et le poids moyen des graines. Une attention particulière est portée sur le remplissage incomplet des fruits, une anomalie qui diminue beaucoup les rendements dans certaines régions. Les facteurs analysés sont : l'intensité de la floraison, le nombre moyen d'ovules par ovaire, la pollinisation, la germination du pollen, l'origine génétique du pollen, le flétrissement des fruits et certains facteurs nutritionnels.

Les principaux résultats sont les suivants :

- le nombre de cabosses n'est lié ni à l'intensité de la floraison correspondante, ni aux taux de pollinisation et de flétrissement des fruits. L'origine génétique du pollen, importante en pollinisation artificielle, ne semble pas jouer un rôle fondamental en pollinisation naturelle ;
- le nombre moyen de graines par cabosse varie avec le génotype de l'arbre-mère, l'origine génétique du pollen et des facteurs nutritionnels comme l'emplacement sur l'arbre, la saison, la parcelle, le dispositif agronomique et les techniques culturales. On en conclut que le génotype des graines (embryons et albumens) et des facteurs nutritionnels sont liés au mauvais remplissage des cabosses. Les variations saisonnières et/ou physiologiques dans l'alimentation en sève brute et la sensibilité génétique à la déficience en bore provoquent des avortements tardifs d'embryons, en particulier lors des sécheresses, empêchant le remplissage complet des fruits. Ce phénomène semble caractéristique des Forastero Haut-amazoniens, alors que les autres types étudiés, Trinitario et Forastero Bas-amazoniens, présentent un remplissage normal, et n'est pas lié à l'auto-incompatibilité;
- Le poids moyen d'une graine dépend de l'arbre porteur et des facteurs nutritionnels.

En conclusion, il n'existe pas de « facteurs limitants » de la production pendant la phase de stockage des produits de la photosynthèse dans les fruits. Le phénomène du remplissage incomplet des fruits semble plutôt lié à des facteurs génétiques en interaction avec la nutrition.

Les principaux résultats concernant la pollinisation, la nature du pollen et le rôle physiologique du bore sont discutés, ainsi que leurs conséquences pour l'amélioration génétique et l'agronomie du cacaoyer.

SUMMARY

The influence of production factors occurring during the fructification of different cacao cultivars is studied on the three yield components, which are: pod number, mean bean number per pod and mean weight of bean. Particular emphasis is given to incomplete filling of the pods, a common problem in cacao cultivation. The factors analysed are: flowering intensity, mean ovule number, pollination, genetical origin and germination percentage of pollen, cherelle wilt and some nutritional factors.

The main results are:

- The pod number is not related with the corresponding flowering intensity, nor with pollination, nor cherelle wilt ratios. The genetical origin of the pollen, important in hand-pollination, seems to be of little importance in natural pollination.

- The mean bean number per pod depends on the genotype of mother tree, on the genetical origin of pollen and on nutritional factors as variations within the season, between plots, with the position of the pod on the tree and agronomic practices. The results indicate that the genotype of the bean (embryo and albumen) and the nutritional status are determinants of the incomplete filling of pods. The seasonal or physiological variations in xylem sap supply and the genetical predisposition to boron deficiency, especially during dry periods, lead to late embryo's abortion which impede complete filling of pods. This phenomenon is apparently characteristic of Upper Amazon Forastero, whereas other types studied, as the Trinitario or Lower Amazon Forastero, are not affected. The predisposition of Upper Amazon cacao is not related to their self-incompatibility.

- The mean bean weight depends on the bearing tree and on the nutritional factors.

The results support the idea that there are no general limiting factors acting during flowering and fruit development. The incomplete filling of pods seems to be related to genetical factors which may interact with nutrition.

The main results with regard pollination, genetical origin of pollen and physiological role of boron are discussed, together with their consequences in genetic improvement and cacao agronomy.

MOTS-CLEFS.

Cacaoyer, *Theobroma cacao*, facteurs de production, fructification, floraison, pollinisation, physiologie, bore.

KEYWORDS.

Cacao tree, *Theobroma cacao*, fructification, production factors, flowering, pollination, physiology, boron.

SIGLES ET ABREVIATIONS UTILISES.

CIRAD : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (42, rue Scheffer 75116 PARIS).

CM : Carré moyen.

CV : Coefficient de variation.

DDL : Degré de liberté.

F : Signification.

F.H.A : Forastero Haut-amazonien.

F.B.A : Forastero Bas-amazonien.

GS : Clones Grenada Selection, de Grenade.

G0, G1, G2 : Niveau des générations pour le matériel Haut-amazonien ; G0 = matériel spontané, G1 = G0 X G0, G2 = G1 X G1.

ICS : Clones Imperial College Selection, de Trinidad.

IFC : Code interne pour les clones utilisés à l'IRCC (anciennement IFCC).

IRCC : Institut de recherches du café et du cacao.
Département « Plantes stimulantes » du CIRAD.
(26, rue Poncelet 75017 PARIS).

ITCF : Institut technique des céréales et fourrages.
(8, avenue du Président Wilson 75116 PARIS).

MS : Matière sèche.

NA : Clones originaires des rives de la rivière Nanay, au Pérou.

PPM : Partie par million.

SCA : Clones SCAVINA, nom d'origine inconnue (LOCKWOOD et GYAMFI, 1979), peut-être l'hacienda Scavina, ou Sabina, en Equateur (BRAUDEAU, 1969).

T : Trinitario.

UF : Clones sélectionnés par l'United Fruit Company, au Costa Rica.

UPA : clones « Upper Amazon », sélectionnés en Côte d'Ivoire (niveau G2).

INTRODUCTION

Cultivé par les Mayas depuis l'antiquité, arbre sacré chez les Aztèques qui en tiraient nourriture et monnaie, le cacaoyer (*Theobroma cacao* L., « nourriture des Dieux ») fut révélé aux Européens en 1502 et ensuite répandu par eux sur tous les continents.

Produisant une matière première de grande valeur, le cacao, à l'origine du chocolat universellement apprécié, il constitue la base, ou l'une des bases, de l'économie dans de nombreux pays tropicaux et, de seulement 10000 tonnes en 1830, la production mondiale de cacao s'est accrue jusqu'à plus de deux millions de tonnes actuellement. Les principaux pays producteurs sont la Côte d'Ivoire, le Brésil, le Ghana et la Malaisie qui ont produit respectivement en 1987, 602, 369, 228, et 164 milliers de tonnes (BINGLEY, 1988).

Cette production est essentiellement le fait de petits planteurs, en particulier en Afrique, ce qui explique l'impact souvent limité des variétés améliorées, l'archaïsme des techniques culturales, l'absence de contrôle sanitaire intégré et la faiblesse des rendements qui caractérisent cette culture.

Cependant, dès 1930, des chercheurs se sont intéressés au cacaoyer, et particulièrement dans l'île de Trinidad où un travail considérable, toujours d'actualité, fut effectué en une vingtaine d'années : connaissances de base, sélection clonale et prospection dans les zones d'origine en Amérique du sud. De nos jours encore, les clones ICS (pour Imperial College Selection) et les Haut-amazoniens G0 de F.J. POUND, sont internationalement connus et utilisés en amélioration génétique cacaoyère. Actuellement tous les grands pays producteurs se livrent à des recherches visant à l'amélioration de la plante et à l'intensification de la culture.

Plante ligneuse, pérenne et fructifère, le cacaoyer présente, outre sa cauliflorie, certaines particularités dans sa fructification :

- la production d'un très grand nombre de fleurs dont très peu évoluent en fruit ;
- un important flétrissement des jeunes fruits ;
- un système d'auto-incompatibilité original, au fonctionnement encore mal connu ;
- le remplissage fréquemment incomplet des fruits, phénomène dont l'importance est souvent méconnue et donc très peu étudié.

Ces particularités, qu'il partage cependant, du moins en partie,

avec d'autres arbres fruitiers, peuvent sembler responsables des faibles rendements souvent constatés chez cette plante.

Un important problème actuellement posé aux chercheurs est le mauvais comportement dans plusieurs pays des variétés hybrides vulgarisées, provoquant le refus des planteurs d'utiliser ce matériel et leur retour aux anciennes variétés, très généralement autocompatibles, comme c'est le cas au Brésil, au Costa Rica, en Equateur et à São Tomé. Dans d'autres pays, comme la Malaisie, des variétés hybrides semblables donnent cependant apparemment satisfaction. Les causes du comportement hétérogène des variétés hybrides sont mal connues ; les explications proposées sont liées à l'auto-incompatibilité, à la pollinisation, aux facteurs nutritionnels, à l'hétérozygotie du matériel. Cette situation justifie de nouvelles recherches pour mieux identifier les facteurs impliqués.

Les facteurs génétiques et physiologiques susceptibles d'intervenir sur le rendement pendant la fructification sont nombreux, comme par exemple le nombre moyen d'ovules par ovaire, l'incompatibilité, les capacités de résistance à la sécheresse ou les sensibilités aux déficiences en oligo-éléments, mais leurs influences et leurs mécanismes d'action sont méconnus. La physiologie du cacaoyer, malgré quelques travaux pionniers (ALVIM, 1975 ; HUTCHEON, 1981), reste particulièrement mal connue en ce qui concerne les domaines suivants :

- La production primaire brute,
- La répartition des assimilats entre les différents puits,
- L'embryologie.

Ce manque de connaissances physiologiques de base affecte évidemment l'efficacité de la sélection, des techniques culturales et de la protection sanitaire.

Il faut donc nécessairement préciser les facteurs intervenant réellement au niveau du fruit, depuis la floraison jusqu'à la récolte, sur les composantes du rendement que sont le nombre de fruits, le nombre moyen de graines par fruit et le poids moyen d'une graine. Une étude détaillée de la fructification pourrait permettre d'identifier ces facteurs et de préciser éventuellement de nouveaux critères de sélection ou de nouvelles pratiques agronomiques. C'est le but de notre travail.

Les facteurs biologiques ou physiologiques dont nous étudierons l'influence sur les composantes du rendement seront essentiellement :

- l'intensité de la floraison,
- le nombre moyen d'ovules par ovaire,
- la pollinisation,
- l'origine génétique du pollen et sa germination,
- le flétrissement des jeunes fruits,
- certains facteurs nutritionnels.

Après une présentation indispensable du cacaoyer, de l'état des connaissances bibliographiques sur le sujet, et des points particuliers que nous aurons à étudier, nous exposerons les méthodes et le matériel que nous avons utilisés.

L'exposé des résultats personnels comportera un premier chapitre, introductif, présentant succinctement quelques données sur les corrélations physiologiques entre les trois composantes de la production, suivi par trois chapitres détaillant les expériences menées sur chacune de ces composantes.

Un dernier chapitre, intitulé "Discussion et conclusion", nous permettra, après une synthèse globale de l'influence de chaque facteur étudié, de dégager quelques thèmes fondamentaux, les perspectives en découlant, et ainsi de définir des principes utiles en amélioration génétique du cacaoyer et en agronomie.

Les travaux exposés dans ce mémoire ont été réalisés sur la station de l'IRCC de DIVO, en Côte d'Ivoire. Certaines observations ont été effectuées à l'Empresa d'UBA BUDO dans l'île de São Tomé.

CHAPITRE 1.

UNE PRESENTATION DU CACAOYER.

1-1 QUELQUES DONNEES GENERALES.

1-1-1 Botanique

Classé dans la famille des STERCULIACEES, le cacaoyer cultivé appartient au genre *Theobroma* et à l'espèce *T.cacao* (LINNE 1754). C'est une espèce diploïde dont le nombre chromosomique est 20. Dans la dernière révision du genre, CUATRECASAS (1964) distingue deux sous-espèces, *T. cacao* subsp. *cacao* et *T. cacao* subsp. *sphaerocarpum*, qui correspondent aux deux principaux groupes cultivés : Criollo et Forastero.

Pour certains auteurs, dont CUATRECASAS, *T. cacao* subsp. *cacao* serait originaire du Mexique et d'Amérique centrale, et *T. cacao* subsp. *sphaerocarpum* du bassin amazonien et des Guyanes. Pour d'autres, dont CHEESMAN (1944) et POSNETTE (1945), *T. cacao* subsp. *cacao* ne serait que subspontané dans la partie nord de son aire, où il aurait été introduit par l'homme après sélection, depuis un centre d'origine sud-américain.

Cependant l'hypothèse d'un centre unique d'origine et de diversité en Haute-Amazone (Orient équatorien, nord du Pérou) a reçu un éclairage nouveau, grâce à une analyse de l'organisation génétique des populations basée sur marqueurs enzymatiques par LANAUD (1987, b), qui propose une origine multiple, à partir des zones refuges des massifs forestiers au Pléistocène.

Les différences morphologiques entre les deux sous-espèces sont importantes : ainsi, *T. cacao* subsp. *cacao* a des fruits grands, allongés et pointus, à paroi verruqueuse marquée de sillons profonds, contenant des graines grosses et arrondies, aux cotylédons blancs ou clairs, tandis que *T. cacao* subsp. *sphaerocarpum* a des fruits ellipsoïdes, lisses, aux sillons adoucés et contenant de petites graines aplaties, plus nombreuses et aux cotylédons généralement violets (cf Photo 1).

D'autres différences existent quant à l'architecture, la vigueur, les résistances aux aléas et la qualité du produit marchand.

De nombreuses formes intermédiaires se rencontrent, dont les Trinitario, qui sont très utilisés en amélioration génétique et en plantations : il s'agit d'hybrides entre Criollo et Forastero, que CUATRECASAS (1964) et CHEESMAN (1944) rangent dans les Forastero.

Les principaux « cultivars » et populations de cacaoyers sont présentés dans le Tableau 1 suivant.

	Spontanés	Cultivés
Criollo	Colombie ? Vénézuéla ?	Criollo mexicains Criollo « Nicaragua » Pentagona (surtout Mexique) Porcelana (Vénézuéla)
Forastero	Haut-amazoniens (Equateur, Pérou) Bas-amazoniens (Brésil, Guyanes)	Bas-amazoniens : - Comum, Para, Catongo, Maranhão (Brésil) - Nacional (Equateur) - Matina (Costa Rica) - « Amelonado » (Afrique oc.)
Trinitario	(??)	- Trinitario américains (Trinidad, Vénézuéla, Equateur) - Trinitario africains (surtout Cameroun)

Tableau 1 : Les divers cacaoyers spontanés et cultivés et leur répartition actuelle.

Une grande variabilité génétique et morphologique existe chez les Haut-amazoniens et les Trinitario. Les Criollo, qui produisent pourtant le meilleur cacao, ne sont presque plus cultivés, à cause de leur faible vigueur (WOOD ET LASS, 1985).

1-1-2 Morphologie.

Le cacaoyer est un arbre qui dépasse rarement 10 mètres de hauteur en plantation, mais peut en atteindre le double dans son habitat naturel, où la luminosité est faible. Il occupe en effet les étages bas des forêts néotropicales et prospère dans des conditions de fortes humidité et pluviométrie, de températures élevées et peu variables (BRAUDEAU, 1969).



PHOTO 1 : Variabilité des cabosses chez *T.cacao*
 En haut : GS 36, Trinitario de Grenade,
 En bas : UPA 402, Forastero haut-amazonien de Côte
 d'Ivoire

Le système racinaire du cacaoyer comporte un pivot, de longueur variable selon la nature du sous-sol (de 0,5 à 2 m), et des racines latérales très ramifiées exploitant la couche humifère du sol.

La partie aérienne de l'arbre comprend deux types d'axes :

- Troncs et rejets orthotropes, à croissance verticale et définie, à phyllotaxie 3/8 et dont les bourgeons sub-terminaux présentent un gradient morphogène vers la plagiotropie (CHARRIER, 1969 ; VOGEL, 1978). Le tronc de l'arbre cultivé provient du développement de l'axe épicotylé, qui cesse entre 6 et 18 mois à l'apparition de la couronne, constituée typiquement de 5 rameaux plagiotropes qui évoluent en branches charpentières. En plantation, les rejets orthotropes (« gourmands ») sont en principe éliminés.

- Branches et ramifications plagiotropes, à croissance sub-horizontale indéfinie, discontinue, à phyllotaxie 1/2, à bourgeons axillaires surtout plagiotropes.

A l'état sauvage, la croissance naturelle se fait en touffes de rejets orthotropes, avec émission de racines aériennes.

Les poussées foliaires des axes plagiotropes obéissent à des rythmes dépendant principalement des conditions d'humidité du sol (ALVIM, 1975) et des températures (BOYER, 1974). Elles sont au nombre de 4 à 6 par an, la principale étant déclenchée par la première forte pluie après la saison sèche.

Les feuilles sont entières, lancéolées, plus ou moins longuement pétiolées suivant les axes (jusqu'à 10 cm et plus chez les orthotropes, de 2 à 5 cm chez les plagiotropes). Les pétioles portent des pulvini renflés à chaque extrémité, dont le rôle dans l'orientation de la feuille vers la lumière est admis (WOOD et LASS, 1985).

Les jeunes feuilles sont fines, molles et pendantes. Leur coloration est très variable et constitue, selon ENGELS (1983, b) le principal critère qualitatif de discrimination précoce des clones. En vieillissant elles durcissent, prennent un port plagiotrope et perdent leurs couleurs juvéniles.

Les feuilles d'ombre sont plus grandes, plus fines et plus riches en chlorophylle que celles de pleine lumière (GUERS, 1971). Le limbe des feuilles d'ombre peut dépasser 50 cm de longueur.

A l'aisselle de chaque feuille se trouvent un bourgeon principal végétatif, bien visible, et un secondaire (parfois plusieurs), qui évolue généralement en inflorescence.

- Morphologie florale.

Le cacaoyer est une plante cauliflore typique, dont les inflorescences sont localisées à l'aisselle des feuilles présentes ou disparues, sur le tronc et les branches (suivant donc la phyllotaxie). Sur le tronc et les branches principales, les zones d'apparition des inflorescences évoluent en massifs parfois importants, appelés « coussinets floraux », qui produisent des fleurs pendant toute la vie de l'arbre. L'inflorescence est une cyme bipare à courtes ramifications (1 mm environ).

De bonnes descriptions de la fleur de cacaoyer sont données par BOUHARMONT (1960), BURLE (1961), BRAUDEAU (1969), ALVIM (1984) et surtout ZAMORA et al., (1960) et CUATRECASAS (1964).

Cette fleur, petite, est régulière, complète et pentamère (cf Fig 1 et Photos 2 et 3). Elle comporte un fin pédicelle allongé (1 à 3 cm), présentant à sa base une assise d'abscission (POUND, 1932, b), 5 sépales soudés à leur base et 5 pétales alternisépales. Les pétales présentent un renflement translucide protégeant les anthères (la « cuculle ») et une ligule losangique de couleur blanchâtre peu variable.

Le gynécée comprend un ovaire supère à 5 carpelles contenant 8 à 12 ovules par loge, un style tubulaire et 5 stigmates. Les ovules sont anatropes.

L'androcée comporte 5 étamines à filet étroit et à 4 anthères extrorses, et 5 staminodes stériles alternant avec les étamines et entourant le style. Les grains de pollen, sphériques et très collants, ont un diamètre d'environ 20 μ . L'exine, épaisse et réticulée, présente trois pores germinatifs (BOUHARMONT, 1960). La durée de vie du pollen est faible (24 heures).

Les caractéristiques florales sont parmi les plus importantes en discrimination clonale (ENGELS, 1983, a).

- Morphologie du fruit.

Le fruit, appelé « cabosse », est une baie ; sa triple paroi, provenant de l'évolution de celle de l'ovaire, comprend un mésocarpe lignifié entre un épicarpe et un endocarpe charnus. Les jeunes fruits sont appelés « chérelles » jusqu'à environ 10 semaines et mesurent alors de 12 à 15 cm de longueur (Photo 2).

La forme, la surface, la couleur de la cabosse, ainsi que la façon dont elle mûrit, sont des critères qualitatifs de première importance pour la reconnaissance des clones.

La graine, souvent appelée « fève », est constituée de l'embryon et des deux téguments hérités de l'ovule (testa), dont l'un (primine) secrète un abondant mucilage. Elle est apte à germer environ deux semaines avant la maturation visible du fruit, n'a pas de dormance et perd très rapidement son pouvoir germinatif.

Une cabosse normale contient de 30 à 60 fèves qui, fermentées et séchées, constituent le cacao marchand. La fermentation, dont les modalités varient suivant les pays et les types de cacaoyers, est indispensable à l'apparition des précurseurs de l'arôme du chocolat. La fève de cacao présente une teneur élevée en matière grasse, de 50 à 60 %.

1-1-3 Biologie de la reproduction.

- Floraison

L'anthèse commence en fin d'après-midi, et se termine avant le jour (WELLENSIEK, 1932). La déhiscence des anthères est immédiate, mais la maturation du style serait légèrement retardée (ENRIQUEZ, 1985 ; WOOD et LASS, 1985).

Les facteurs gouvernant la floraison sont essentiellement les régimes hydriques et thermiques (ALVIM, 1965, 1984 ; BOYER, 1970) et les corrélations avec la fructification (HUTCHEON, 1981 ; VALLE et al., 1990).

Dans les régions à saisons contrastées, comme en Côte d'Ivoire, l'alternance sécheresse-pluies provoque des floraisons abondantes en « pics » (Figure 2) tandis que dans les zones équatoriales à pluies constantes, la floraison a lieu toute l'année (ALVIM, 1984).

- Pollinisation

POSNETTE (1944), HERNANDEZ (1965), ENTWISTLE (1972), WINDER (1977), BOUSSARD (1981) et YOUNG (1986) ont publié les principales revues bibliographiques sur la pollinisation du cacaoyer.

La structure particulière de la fleur du cacaoyer, avec ses anthères protégées par des cuculles et ses stigmates par des staminodes, a longtemps semblé inadaptée à la pollinisation entomogame (WELLENSIEK, 1932). Mais, dès 1941, BILLES met en évidence le rôle de moucheron du genre *Forcipomyia*, de la famille des Ceratopogonidae (ou Heleidae), dans la pollinisation du cacaoyer à Trinidad, et son travail fut par la suite confirmé sur tous les continents.

En fait, la fleur de cacaoyer apparaît remarquablement adaptée à la pollinisation par les Ceratopogonidae (SOETARDI, 1950 ; POSNETTE, 1950 ; HERNANDEZ, 1965 ; SORIA, 1970 ; ENTWISTLE, 1972). WINDER (1978) identifie quatre genres pollinisateurs du cacaoyer (*Forcipomyia*, *Cuculoïdes*, *Stilobezzia* et *Atrichopogon*). Certains autres insectes ont pu éventuellement être tenus pour responsables de nouaisons : cécidomyies, drosophiles, pucerons, thrips et fourmis, mais leur rôle est actuellement estimé secondaire (WOOD et LASS, 1985).

Le rôle de la pollinisation dans la production du cacaoyer a donné lieu à de nombreux travaux qui seront discutés plus avant dans notre travail. Certains chercheurs la considérant comme un facteur limitant de la production, de nombreuses techniques de pollinisation artificielle ont été essayées dans le but d'augmenter les rendements.

- Incompatibilité.

Le cacaoyer présente un système d'incompatibilité original, où la réaction visible, c'est-à-dire la chute de la fleur, est causée par l'inhibition des fusions de certains gamètes, les grains de pollen étant toujours capables de germer et de déverser leur contenu dans les sacs embryonnaires. D'après COPE (1959), les ovules non fécondés représentent alors 25, 50 ou 100 % du total de l'ovaire, qui dégénère toujours, entraînant la chute de la fleur.

Le déterminisme génétique (KNIGHT et ROGERS, 1955 ; COPE, 1959) ferait intervenir 3 gènes, appelés **A**, **B** (précurseurs à dominance simple) et **S** (plusieurs allèles à relations de dominance et codominance). Seul un allèle du locus **S**, dominant ou codominant chez le parent d'origine, pourra déterminer une relation d'incompatibilité au niveau de la fusion des gamètes. Les gènes **A** et **B** agissent avant la méiose : si les 2 loci présentent au moins un allèle dominant, une substance « précurseur » est émise dans les cellules-mères des gamètes, permettant le fonctionnement du système **S** ; si l'un des 2 loci est à l'état homozygote récessif, le système **S** est inactivé et le croisement est compatible.

Le système agit donc à la fois avant et après la méiose, assurant un contrôle gaméto-sporophytique de l'incompatibilité (LANAUD, 1987, b). Néanmoins, le fonctionnement du système reste encore mal connu et de nombreuses anomalies existent : en particulier l'incompatibilité n'est jamais totale et il est toujours possible d'obtenir quelques fruits en autopollinisant un clone auto-incompatible. On sait également que l'apport simultané de pollen compatible et incompatible permet de lever en partie la barrière d'incompatibilité (LANAUD, 1987, b). Il existerait, de plus, une réaction post-zygotique, par flétrissement tardif des jeunes fruits (LANAUD et al., 1987).

Il est à noter qu'un certain particularisme prévaut quant à la terminologie relative aux phénomènes d'incompatibilité en recherche cacaoyère. Ainsi, DE NETTENCOURT (1977) donne comme définition de l'auto-incompatibilité chez les plantes supérieures « l'impossibilité pour une plante fertile à produire des zygotes après autopollinisation », ce qui pourrait s'accorder avec les observations de COPE (1959), si l'on entend « zygotes viables ». Au contraire, POSNETTE (1945) considère qu'un clone est autocompatible s'il présente au moins 25 % de nouaisons après autopollinisation. Les références, dans notre travail, à l'autocompatibilité ou à l'auto-incompatibilité des clones étudiés sont en concordance avec la définition de POSNETTE qui a longtemps prévalu dans les travaux des sélectionneurs.



PHOTO 2 : Coussinets floraux, fleurs et chérelles.
PHOTO 3 : Fleur de cacaoyer (X 8).

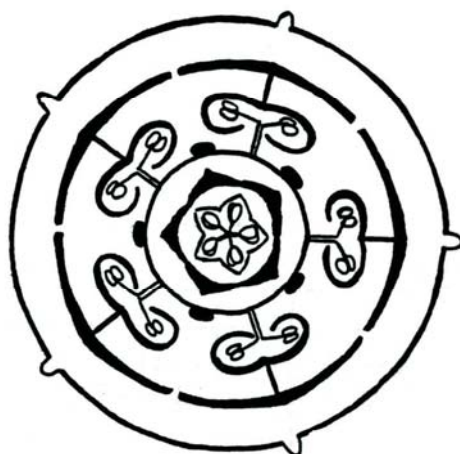


FIGURE 1 : Diagramme floral de *T. cacao*.

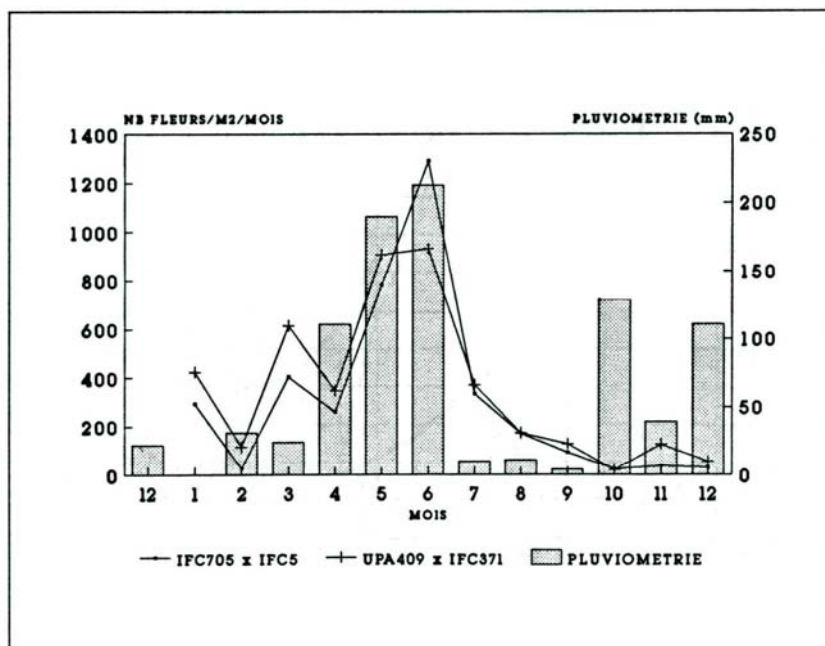


FIGURE 2 : Cycle de floraison et pluviométrie : exemple de deux descendance hybrides en 1983 à DIVO.

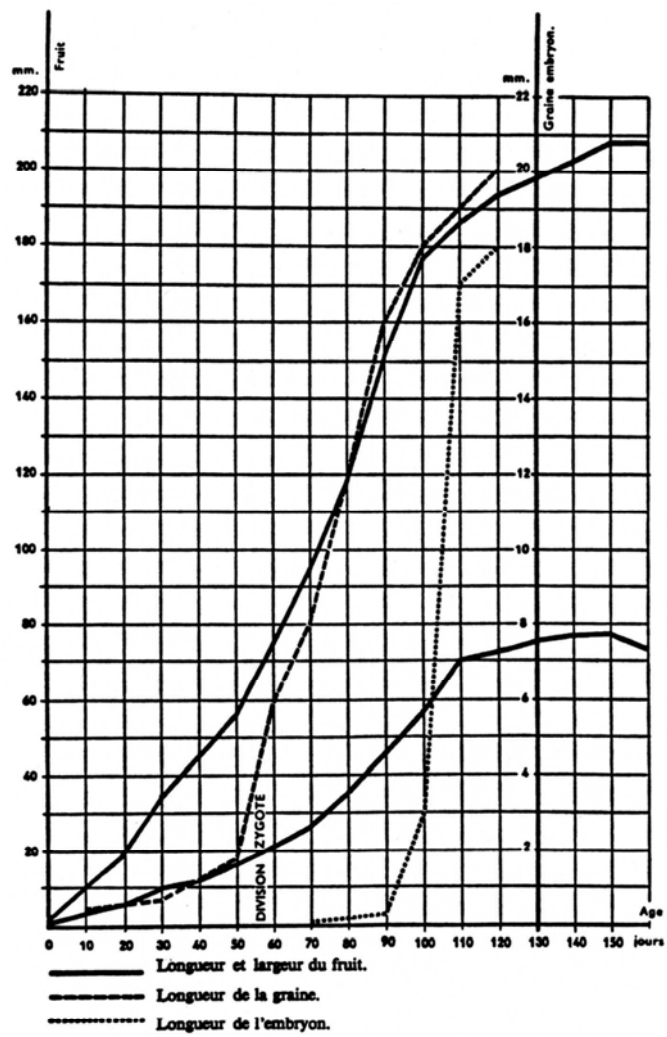


FIGURE 3 : Développement comparé du fruit, de la graine et de l'embryon chez *T.cacao* (d'après BOUHARMONT, 1960).

- Fécondation

Le noyau des microspores polliniques subit sa première division haploïde deux jours avant la floraison, puis le noyau reproducteur se divise une seconde fois dans le tube pollinique. Celui-ci atteint le nucelle par le micropyle, aboutit dans une synergide où il déverse son contenu (au plus tard 24 h après la pollinisation) et, si les géotypes sont compatibles, la double fécondation classique donne naissance à un zygote diploïde et un albumen triploïde.

Dès la fécondation, l'ovule grandit rapidement, ainsi que le sac embryonnaire dont la taille est multipliée par 15 en 8 jours, mais le zygote ne subit sa première division qu'à 50 jours environ (CHEESMAN, 1927 ; BOUHARMONT, 1960). Le noyau triploïde se divise rapidement, puis entre ensuite dans une phase de repos jusqu'au 40^{ème} jour environ. Jusqu'à deux mois le nucelle est la partie de l'ovule qui connaît le plus grand développement. Transformé en péricarpe nourricier, son épaisseur décroît régulièrement par la suite au profit du sac embryonnaire, où l'albumen se cloisonne. Celui-ci, intermédiaire indispensable entre l'embryon et le péricarpe, n'est jamais très important et, à la maturité des graines, ne forme plus qu'une légère pellicule translucide recouvrant les cotylédons.

L'embryon ne se développe réellement que lorsque la croissance du fruit est pratiquement achevée : entre 90 et 110 jours il connaît un accroissement considérable de volume (Figure 3).

1-1-4 Fructification.

La durée de développement du fruit varie suivant les conditions climatiques, mais aussi suivant les populations et les clones : elle est de l'ordre de 5 à 7 mois.

Les périodes de récolte dépendent de la climatologie, mais aussi du matériel génétique (BRAUDEAU, 1969). En Afrique occidentale, en climat tropical à deux saisons pluvieuses, on observe une récolte principale, de septembre à janvier, et une récolte secondaire, ou intermédiaire, d'avril à juin.

Une grande proportion de fruits ne parvient pas à maturité mais flétrit et se dessèche sur l'arbre : ce phénomène, connu sous les noms de « flétrissement des chérelles » ou « cherelle wilt » n'intéresse que les jeunes fruits jusqu'à environ 10 semaines, parfois, très exceptionnellement, jusqu'à 100 jours.

Son importance n'est pas constante et des « pics » peuvent apparaître à divers âges, la période critique se situant entre 30 et 60 jours. Il serait causé par une compétition dans l'allocation des ressources trophiques entre les chérelles et les fruits plus âgés ou les poussées foliaires (ALVIM, 1975) et est actuellement considéré comme un mécanisme de régulation de la production (WOOD et LASS, 1985 ; VALLE et al., 1990).

1-1-5 Amélioration génétique du cacaoyer.

Deux grandes voies d'amélioration ont été utilisées dans le monde : la sélection clonale et celle de descendances hybrides de clones (POUND, 1933 a, 1934 b, 1935 ; BESSE, 1964, 1975 ; LOCKWOOD, 1974, 1985 ; SORIA, 1978). La structure génétique des cultivars est donc fortement hétérozygote, qu'il s'agisse de tous les clones exceptés les Bas-amazoniens, ou des descendances hybrides.

La seconde voie d'amélioration a toujours été largement prédominante : elle repose sur des croisements entre clones appartenant à des groupes génétiques différents. Les descendances hybrides classiques sont de type Haut-amazonien croisé par Bas-amazonien ou Trinitario. Cependant, certains pays produisent des hybrides entre Haut-amazoniens (Malaisie) ou entre Trinitario et Bas-amazoniens (Brésil).

Les avantages des hybrides de clones sont leur coût peu élevé, leur facilité d'implantation, leur vigueur, leur précocité et leur productivité. Cependant, outre l'hétérogénéité des descendances, très marquée au champ, cette voie d'amélioration est peu performante pour certains critères de sélection, comme les résistances aux aléas ou la qualité du produit final.

Elle s'est souvent accompagnée d'une pression de sélection forte, voire très forte, et un critère a toujours été privilégié : la productivité. Cette situation, jointe à un faible apport de génotypes nouveaux (peu de prospections dans les aires d'origine et souvent mal valorisées), a provoqué une certaine stagnation des résultats. Certains pays se sont alors intéressés à de nouveaux objectifs de sélection (résistances aux maladies, qualité du produit), tandis que d'autres ont cherché à élargir leur base génétique par des introductions.

Pour des raisons d'ordre économique et climatique, la Côte d'Ivoire a développé la voie des hybrides de clones. En effet les boutures, ou les greffes, très chères comparées aux semenceaux, posent de graves problèmes de reprise au champ chez les planteurs en raison d'une pluviométrie trop faible sur la majeure partie de la zone cacaoyère.

Ainsi, depuis environ 30 ans, des hybrides ont été créés entre presque tous les groupes de cacaoyers (y compris avec des géniteurs haploïdes doublés), mais seuls ont été distribués aux planteurs des combinaisons Forastero Haut-amazonien (FHA) par Forastero Bas-amazonien (FBH) ou Trinitario (T), qui manifestent un effet hybride important (BESSE, 1975). Mais les problèmes rencontrés avec ce matériel hétérogène, peu adapté à certaines situations, font que la voie clonale demeure un objectif à moyen et long terme en Côte d'Ivoire.

Les critères de sélection utilisés ont été surtout la productivité et la taille des fèves, bien que d'autres aspects n'aient pas été négligés, en relation avec l'adaptation aux aléas et les résistances aux maladies.

Comme les autres grands pays producteurs, la Côte d'Ivoire a depuis quelques années diversifié ses critères de sélection et enrichi sa collection. De plus, un programme de sélection récurrente réciproque a été élaboré et est en cours de réalisation.

Les semences hybrides distribuées aux planteurs sont produites dans des champs semenciers biclonaux, en pollinisation libre. Il s'agit de parcelles isolées où sont plantés en mélange les deux clones parentaux, suivant des dispositifs particuliers.

Mais l'auto-incompatibilité des femelles du groupe Haut-amazonien n'est pas stricte et certains travaux récents (LANAUD, 1987 b ; LANAUD et al., 1987 ; LACHENAUD et SOUNIGO, 1991) remettent en cause la nature hybride des semences et imposent, pour certaines combinaisons du moins, le recours aux pollinisations manuelles.

1-1-6 Agronomie et problèmes sanitaires.

Le cacaoyer peut être cultivé seul ou en association avec d'autres plantes, vivrières ou industrielles.

Il est habituellement cultivé sous un ombrage, temporaire ou définitif, qui joue davantage un rôle de protection du sol et de brise-vent qu'il n'est une protection contre l'insolation directe, comme cela était admis auparavant (THIRION, 1950).

L'ombrage temporaire est dans la majorité des cas constitué de bananiers ou de plantains, qui sont éliminés vers trois ans, et l'ombrage définitif, d'arbres de forêt éclaircie ou d'essences plantées à cet effet, dont les plus utilisées sont des légumineuses (genres *Erythrina*, *Leucaena*, *Inga* et *Gliricidia*).

L'ombrage, qui réduit les rendements, n'est pas justifié en culture intensive, mais se maintient chez les petits planteurs au niveau technique faible, qui ne pourraient faire face aux problèmes rencontrés en culture non ombragée, où fumures et traitements sanitaires sont indispensables.

Les densités de plantation, très variables, vont de 400 plants/ha au Sri Lanka à 2500 en Afrique occidentale (WOOD et LASS, 1985), correspondant à des écartements de 5 m par 5 m à 2 m par 2 m.

Les fortes densités, qui assurent une couverture rapide du sol, sont les plus intéressantes en début de production. Par la suite les concurrences entre les arbres provoquent une baisse des rendements individuels, mais aussi global, que l'on peut limiter par des éclaircies.

L'association avec des cultures vivrières est une pratique courante qui permet de couvrir les frais d'implantation du cacaoyer, mais il s'agit souvent d'un mélange non ordonné aux résultats décevants. La plantation en « haies fruitières » permet la juxtaposition des plantes vivrières ; elle donne des résultats agronomiques et économiques très intéressants (LACHENAUD, 1987, a).

Peu de cultures industrielles sont associées au cacaoyer à grande échelle ; on peut cependant citer le cocotier en Asie du sud-est et le palmier d'Arec en Inde.

La durée de vie économique d'une cacaoyère est de 25 à 50 ans, bien que le cacaoyer puisse vivre beaucoup plus longtemps. Les rendements annuels moyens dans la plupart des pays producteurs sont compris entre 200 et 800 kg de cacao marchand par ha, tandis que l'on atteint deux tonnes en plantations industrielles et quatre en stations de recherches. En cacaoculture, y compris industrielle, la majorité des opérations est manuelle. Seuls la préparation du terrain et les traitements phytosanitaires sont parfois mécanisés.

Le cacaoyer est en général dès son plus jeune âge très attaqué par de nombreux insectes. Parmi les plus dommageables sont les chenilles défoliatrices ou destructrices du bourgeon terminal (genre *Earias*). Chez l'adulte, les principaux ravageurs sont des punaises de la famille des mirides (genres *Sahlbergella*, *Distantiella*, *Helopeltis* et *Monalonion*) : les piqûres des larves sur les jeunes rameaux peuvent dans les cas graves entraîner la mort de l'arbre.

La principale maladie cryptogamique du cacaoyer est la pourriture brune des cabosses, causée par plusieurs espèces de *Phytophthora*, qui attaquent l'arbre à tous les stades. Les pertes de cabosses adultes peuvent être considérables, supérieures à 50% dans certains pays (Cameroun, Nigeria).

En Amérique sévissent deux autres maladies fongiques, très graves localement : la maladie du balai-de-sorcière, causée par *Crinipellis perniciosus*, qui attaque toutes les parties aériennes de l'arbre et est particulièrement virulente en Equateur, et la moniliose, due à *Moniliophthora roreri*, qui n'attaque que les fruits.

En Afrique occidentale existe une maladie virale, le swollen-shoot, surtout présente au Ghana et au Togo.

Les résultats de la lutte génétique contre les insectes et les maladies sont encore peu importants et la majorité des interventions est d'ordre chimique ou agronomique.

1-2 LES COMPOSANTES DE LA PRODUCTION.

La production de fèves fraîches d'un cacaoyer isolé ou d'une parcelle de cacaoyers, s'exprime par :

$$PF = N \cdot P \quad (1)$$

où : PF = poids total de fèves fraîches,
N = nombre total de cabosses récoltées,
P = poids moyen de fèves fraîches par cabosse.

PF peut également s'écrire :

$$PF = N \cdot \bar{n} \cdot \bar{p} \quad (2)$$

avec : \bar{n} = nombre moyen de fèves par cabosse,
 \bar{p} = poids moyen d'une fève fraîche.

Le produit final, c'est-à-dire le cacao marchand, est étroitement corrélé avec le poids de fèves fraîches, tout comme celui-ci l'est avec le poids de cabosses (RUINARD, 1961 ; LACHENAUD, 1984).

L'étude des corrélations entre les composantes du rendement a fait l'objet de quelques travaux, dont les conclusions utiles diffèrent selon la nature du matériel végétal utilisé et l'homogénéité des conditions expérimentales :

- Si le matériel végétal est représentatif de la variabilité de l'espèce et les conditions homogènes, les corrélations éventuellement mises en évidence sont à dominante génétique et utilisables en sélection. C'est le cas des travaux de GLENDINNING (1963), de TAN (1990), et surtout d'ENGELS (1983, c ; 1985), qui a étudié ces corrélations sur 294 clones.

- Si le même matériel, clone ou descendance hybride homogène, est étudié dans des conditions d'environnement variées permettant des expressions différentes des composantes du rendement, les corrélations révélées dans ce cas sont de type physiologique et renseignent sur la nature des régulations de la production chez le cacaoyer. RUINARD (1961), WESSEL et TOXOPEUS (1967), TOXOPEUS et WESSEL (1970) et ESKES et al. (1977) ont abordé cet aspect.

Dans le cas des corrélations génétiques, on peut noter que :

- N et \bar{n} ne sont pas corrélés significativement (TAN, 1990) ou alors sans valeur pratique ($r^2 = 0,012$ pour ENGELS, 1983, c).

- \bar{N} et \bar{p} sont dans le même cas : pas de corrélation significative pour ENGELS (1983, c), significative mais de faible intérêt pour TAN (1990), avec $r^2 = 0,13$.

- \bar{n} et \bar{p} ne sont pas corrélés significativement (ENGELS, 1985 ; TAN, 1990) ou alors sans valeur pratique ($r^2 = 0,14$ pour ENGELS, 1983, c).

Dans le cas des corrélations physiologiques, seule la relation entre \bar{n} et \bar{p} a été étudiée : elle n'est pas significative pour WESSEL et TOXOPEUS (1967), TOXOPEUS et WESSEL (1970), significative mais sans valeur pratique pour RUINARD (1961), et significative chez 2 clones sur 5 pour ESKES et al. (1977).

On doit donc conclure que les corrélations parfois mises en évidence sont faibles et sans importance pratique. La sélection pourrait donc être menée sur les trois composantes.

1-3 LES FACTEURS DE LA PRODUCTION.

La physiologie d'une plante, qui conditionne sa productivité, est sous la dépendance de facteurs génétiques et environnementaux que l'homme cherche à modifier à son avantage.

L'ensemble des processus physiologiques de la production est habituellement présenté en trois domaines (EVANS, 1975) :

- l'élaboration de la matière sèche,
- le transport des assimilats,
- leur répartition entre différents organes (« allocation des ressources »).

Ces trois domaines (« Source », « Translocation » et « Partitioning » des auteurs Anglo-saxons) sont très inégalement connus chez le cacaoyer. En fait, la sélection ayant toujours porté sur le produit final utile, il est impossible de connaître les étapes impliquées dans les différences parfois très importantes observées entre clones ou descendances hybrides. CORLEY (1983) fait remarquer que les efforts des sélectionneurs ont essentiellement porté sur les organes de stockage, mais que des progrès supplémentaires ne seront obtenus qu'en agissant en parallèle sur les autres étapes.

Deux phénomènes concourent à l'élaboration de la matière végétale : la photosynthèse nette et l'absorption minérale et hydrique. La photosynthèse nette instantanée est le produit de deux paramètres importants : l'indice de surface foliaire (Leaf Area Index = L.A.I), largement dépendant de l'architecture de l'arbre, et le taux net d'assimilation du CO_2 (Net Assimilation Rate, ou N.A.R), pour lesquels une variabilité génétique est connue (L.A.I) ou probable (N.A.R) chez le cacaoyer. Cette variabilité n'a jamais été directement exploitée et, si l'utilité d'une sélection sur le taux net d'assimilation est controversée (EVANS, 1975 ; CORLEY, 1983), une sélection sur

l'architecture est possible : les différences d'ordre génétique sont notables et, par exemple, les vrais Criollo ne présentent pas de couronne (WOOD et LASS, 1985).

La situation est la même quant à la variabilité génétique vis à vis de l'absorption minérale et hydrique, traduite par des capacités de résistance à la sécheresse ou des réponses aux engrais différentes (BESSE, 1975 ; WOOD et LASS, 1985).

Nombreux sont les facteurs environnementaux connus pour leur influence sur les rendements, comme le climat, la nature des sols, les pratiques agronomiques (densités de plantation, fumures), les aléas biotiques, qui agissent pendant l'étape d'élaboration sur les paramètres L.A.I et N.A.R (HUTCHEON, 1981) ou l'absorption radiculaire.

Pour ALVIM (1975), les principaux déterminants physiologiques de la production du cacaoyer sont l'importance de la surface foliaire (L.A.I), le taux net d'assimilation et la répartition des substances photosynthétisées entre les fruits et les autres parties de l'arbre.

Si la deuxième étape, le transport des assimilats, est totalement inconnue chez le cacaoyer, l'étape de répartition des ressources a fait l'objet de quelques travaux, surtout orientés vers l'aspect « fructification ».

Il semble que, globalement, croissance végétative et production soient positivement corrélées, mais, cependant, le rapport vigueur végétative / production pourrait être un critère de sélection important pour créer des plantes adaptées aux diverses utilisations agronomiques (LOTODE et LACHENAUD, 1988). GLENDINNING (1960, a) a montré que, selon les familles d'hybrides, le taux de croissance végétative diminuait à l'entrée en production, et que sa réduction était étroitement corrélée avec le rendement.

La phase de fructification a été la plus étudiée, car on pensait que des « facteurs limitants » du rendement intervenaient à ce niveau et étaient responsables des faibles nombres de fruits souvent constatés. Cependant, les facteurs véritablement déterminants restent encore méconnus, tels la floraison, le nombre moyen d'ovules par ovaire, la pollinisation, la nature génétique du pollen, son pouvoir germinatif, le flétrissement des chérelles et les phénomènes nutritionnels. Cette méconnaissance tient, pour certains, à la rareté des travaux et pour d'autres, au contraire, à une grande abondance de résultats contradictoires, sans qu'aucune synthèse n'existe. Cette situation pose des problèmes aux sélectionneurs, dans la mesure où certains facteurs sont présentés comme des critères de sélection possibles, et d'autres comme des facteurs limitants.

Si à l'état sauvage la floraison du cacaoyer est faible, tous les auteurs s'accordent sur son abondance en plantations. Cependant son importance est rarement précisée dans les ouvrages généraux sur le cacaoyer : URQUART (1955), HARDY (1960), BRAUDEAU (1969), ENRIQUEZ (1985) et WOOD et LASS (1985) ne donnent pas d'évaluation, tandis que BURLE (1961) rapporte des floraisons assez faibles (environ 5000 fleurs par arbre et par an). On sait maintenant

que le cacaoyer peut produire plus de 100 000 fleurs par an (VERA et al., 1981 ; LACHENAUD et MOSSU, 1985). Une floraison intense est considérée par les planteurs comme un indice de bonne production future.

Les facteurs climatiques, c'est-à-dire principalement les régimes hydriques et thermiques, et internes, rythmes et corrélations avec la fructification simultanée, ayant une influence sur la floraison ont été étudiés par ALVIM (1965, 1975, 1984), ALVIM et al., (1972), BOYER (1970, 1974), HUTCHEON (1981) et VALLE et al., (1990), mais l'ensemble des rapports floraison-production correspondante reste mal connu. Il importe en particulier de préciser la nature de la liaison entre l'importance de la floraison et le rendement, mise en évidence par les travaux de DE REFFYE et al., (1978, 1979) ; MOSSU et al., (1981, a et b), LACHENAUD et MOSSU (1985) et JADIN et PAULIN (1987).

Le nombre moyen d'ovules par ovaire est généralement considéré comme une constante clonale sans variations significatives. Il est présenté par certains auteurs comme un important facteur du rendement et un critère de sélection important (DE REFFYE et al. 1978 ; MOSSU et al., 1981, a et b). Pour d'autres il n'y a pas de corrélation entre le nombre d'ovules et le nombre de graines à maturité (SUBALI et ABDULLAH, 1984).

La pollinisation est certainement, avec le flétrissement des chérelles, le facteur ayant été le plus étudié. Les auteurs sont cependant loin d'être unanimes quant à son importance réelle dans la production et certains la considèrent comme un "facteur limitant". De nombreuses méthodes ont été utilisées pour élucider son rôle : pollinisations artificielles, éléments marqués, modélisation, etc..., mais dans une grande confusion méthodologique et terminologique.

Il importe de bien définir ce que l'on entend par « pollinisation » : la pollinisation n'est rigoureusement que le transport du pollen émis par les étamines d'une fleur sur le stigmate d'une fleur de la même plante ou d'une autre plante (CHAMPAGNAT et al. 1969 ; CAMEFORT et BOUE, 1980). Certains auteurs s'en tiennent à une telle définition, comme SORIA (1970) et YOUNG (1986), tandis que d'autres utilisent le terme dans un sens très élargi, incluant la germination du pollen, la compatibilité et la fécondation, sens proche de celui du terme anglais « fertilization » (DUMAS, in PESSON et LOUVEAUX, 1984). Il s'ensuit, dans ce second cas, une grande ambiguïté dans les conclusions.

Le pouvoir germinatif du pollen et sa viabilité ont été peu étudiés et leur rôle comme facteur de production est ignoré. BOUHARMONT (1960), qui a comparé sur milieux nutritifs les capacités germinatives de trois pollens différents, ne trouve pas de différences notables, résultat qu'il a confirmé *in vivo*. On peut cependant penser que la viabilité du pollen varie avec les conditions du milieu (HUTCHEON, 1981).

La nature génétique du pollen joue un rôle bien connu en pollinisation contrôlée sur l'importance de la fructification, puisque de nombreux clones sont auto-incompatibles ou inter-compatibles à des degrés variables (POSNETTE, 1945 ; MARTIN, 1981 ; LANAUD, 1987, b). Il semble toutefois qu'en pollinisation naturelle, du moins dans certains cas, l'origine génétique du pollen n'ait aucune influence sur le nombre de cabosses et le poids de fèves fraîches (LACHENAUD et SOUNIGO, 1991).

Son influence sur le nombre moyen de fèves par cabosse est méconnue, mais cependant bien attestée (JACOB et TOXOPEUS, 1969 ; MARTINSON, 1976 ; ESKES et al., 1977).

L'influence de la nature génétique du pollen sur le poids moyen d'une fève est encore controversée (JACOB et TOXOPEUS, 1969 ; LOCKWOOD et EDWARDS, 1980 ; HUTCHEON, 1981 ; ESKES et al., 1977).

Le flétrissement des chérelles a fait l'objet de nombreuses études et a été pris en considération très tôt (CHEESMAN, 1927). Il est généralement admis maintenant qu'il s'agit d'un mécanisme de régulation de la production (HARDY, 1960 ; BRAUDEAU, 1969 ; ALVIM, 1975, 1979 ; WOOD et LASS, 1985 ; VALLE et al., 1990).

Certains auteurs ont différencié deux types de flétrissement : le flétrissement "physiologique" qui frapperait les chérelles indépendamment du nombre d'ovules fécondés, et le flétrissement "différentiel" qui ne concernerait que les chérelles insuffisamment remplies (DE REFFYE et al., 1978). Ce flétrissement "différentiel", agissant à partir d'un nombre critique d'ovules fécondés (le "point de wilt différentiel"), variable selon les types de cacaoyers, aurait une grande importance sur les rendements. Il reste toutefois une entité théorique controversée (BARTLEY, 1979), son existence n'ayant pu être prouvée et allant à l'encontre de faits expérimentaux : POUND (1932, b) a en effet montré que les chérelles flétries comportaient autant d'ovules fécondés que les normales.

Les facteurs nutritionnels agiraient sur le nombre de cabosses par l'intermédiaire de facteurs de régulation comme l'abondance de la floraison et le flétrissement des chérelles (HUTCHEON, 1976, b ; 1981). Les agronomes savent augmenter la production en nombre de cabosses par l'apport d'engrais et l'irrigation (JADIN, 1972, 1976).

Par contre, l'action des facteurs nutritionnels sur le nombre moyen de fèves par cabosse est très peu prise en compte : elle est évoquée par POUND (1932, a ; 1933, b), JIMENEZ (1965), TOXOPEUS et WESSEL (1970), EDWARDS (1972, 1973), LOCKWOOD et EDWARDS (1980), LACHENAUD et MOSSU (1985) et JADIN et PAULIN (1987). Il en va de même de leur action sur le poids moyen d'une fève, d'observation pourtant courante en période de sécheresse, où des baisses considérables se produisent, mais seulement mentionnée par GLENDINNING (1963), WESSEL et TOXOPEUS (1967), TOXOPEUS et JACOB (1970), EDWARDS (1972), LOCKWOOD et EDWARDS (1980) et ENGELS (1985).

1-4 ORIENTATION DES RECHERCHES.

En se basant sur l'analyse bibliographique des facteurs biologiques et physiologiques de la production du cacaoyer intervenant lors de la fructification et déterminant les capacités de stockage, nous nous sommes donnés comme objectifs de :

- Connaître ou préciser expérimentalement l'influence des facteurs floraison, nombre moyen d'ovules par ovaire, nature génétique du pollen, viabilité du pollen, flétrissement des chérelles et nutrition, sur la fructification du cacaoyer,
- Rechercher l'existence de « facteurs limitants »,
- Proposer une synthèse globale sur la fructification et des solutions aux problèmes rencontrés pendant son déroulement, en particulier le mauvais remplissage des cabosses,
- Déterminer les critères de sélection possibles entre la fleur et la cabosse, et éventuellement dégager les possibilités d'une sélection précoce,

La démarche que nous avons adoptée est d'étudier l'influence des facteurs cités sur chacune des trois composantes de la production, qui sont :

- le nombre de cabosses, N
- le nombre moyen de fèves par cabosse, \bar{n}
- le poids moyen d'une fève, \bar{p}

Les domaines d'investigation que nous avons abordés sont présentés sous la forme du Tableau synoptique 2 et recouvrent en grande partie les différents aspects de la fructification du cacaoyer.

Facteurs étudiés	N	\bar{n}	\bar{p}
Floraison	*		
Nombre moyen d'ovules/ovaire		*	
Pollinisation	*	*	
Germination du pollen		*	
Origine génétique du pollen	*	*	*
Flétrissement des fruits	*	*	
Facteurs nutritionnels		*	*

Tableau 2 : Tableau récapitulatif des investigations conduites (*)

N = nombre de cabosses

\bar{n} = nombre moyen de fèves par cabosse

\bar{p} = poids moyen d'une fève.

L'influence des aléas biotiques sur la fructification n'a pu être étudiée, car les parcelles suivies faisaient l'objet d'une surveillance sanitaire rigoureuse, avec des traitements insecticides fréquents contre les mirides, principaux ravageurs du cacaoyer en Côte d'Ivoire. Quant aux pourritures, par *Phytophthora* ou autres, leur incidence est très faible à Divo (IRCC, 1987). Nous avons donc admis, avec HARDY (1960), qu'en dehors de situations particulièrement sévères et épidémiques, les attaques d'insectes et de champignons étaient peu susceptibles de réduire le nombre de cabosses mûres produites annuellement par des cacaoyers adultes.

Dans certains cas, l'ensemble des cabosses a été pris en compte, qu'elles soient récoltées saines, rongées ou pourries. Dans d'autres, pour des raisons pratiques, seul le nombre de cabosses saines était disponible. Sauf exceptions, les nombres de cabosses saines et totales sont très fortement corrélés (LACHENAUD, 1987, b).

CHAPITRE II.

MATERIEL ET METHODES.

2-1 MATERIEL VEGETAL.

La station centrale de l'IRCC à DIVO (Côte d'Ivoire) regroupe la majeure partie des essais et champs semenciers du dispositif de recherches en amélioration génétique cacaoyère de ce pays. L'ensemble représente environ 140 ha, offrant de grandes possibilités pour les recherches que nous avons à réaliser.

Le travail sur clones a été réalisé avec le matériel disponible en collection (5 arbres par clone, parcelle A21), en essais clonaux (48 ou 62 arbres par clone, parcelles A18/2, D11/2, D13/4, G8), en champs semenciers (plusieurs milliers d'arbres par clone, parcelles Ei, Ci, Gi), voire en parcs-à-bois (parcelles B8, H01).

Le Tableau 3 présente les 23 clones utilisés et cités dans la suite du travail, avec certaines de leurs particularités en valeur propre ou en croisement et leur compatibilité.

Dans les études faisant intervenir des variations dans les dispositifs de plantation ou les techniques agronomiques (ombrage, engrais) nous avons cependant eu recours aux descendances hybrides de clones. Bien qu'ayant montré que, pour un mélange de descendances hybrides, la variabilité des caractéristiques pondérales des cabosses n'était que très peu supérieure à celle d'un clone (LACHENAUD, 1984), nous avons toujours choisi des variétés hybrides présentant une grande homogénéité quant à leur fructification (forme et couleur des cabosses, productions individuelles) et leur vigueur.

Les 5 combinaisons hybrides utilisées dans ce travail sont récapitulées dans le Tableau 4.

Clone	Groupe génétique	Particularités	parcelles
SCA 6	F.H.A (G0)	Excellent géniteur Très petites fèves	A21, G8
P7	F.H.A (G0)		D13/4
NA 32	F.H.A (G0)	Très bon géniteur	D11/2
T60/887	F.H.A (G1)	Très bon géniteur	D13/4
T16/613	F.H.A (G1)	Autocompatible	D13/4
T79/416	F.H.A (G1)		Ei1
UPA 402	F.H.A (G2)		D11/2, Ei3
UPA 409	F.H.A (G2)	Très bon géniteur	Ei4, Ci1, B8
UPA 413	F.H.A (G2)		D11/2, D13/4
UPA 603	F.H.A (G2)		A21, Ei5
UPA 608	F.H.A (G2)	Très bon géniteur	B8, Gi5
UPA 405	F.H.A (G2)		B8
UPA 419	F.H.A (G2)		Ei11
A1-214-9	F.H.A (G2)		D13/4
IFC 1	F.B.A (Aml)	Très bon géniteur	Ci1, H01
IFC 5	F.B.A (Aml)	Très bon géniteur	D11/2, D13/4, G8, A18/2
ICS 95	T. (Trinidad)	Autocompatible	D11/2
UF 667	T. (Costa Rica)	Très grosses fèves	G8, Ei5
W41	T. (Ghana)	Très grosses fèves	G8
UF 676	T. (Costa Rica)		Ei3
ICS 39	C. (Trinidad)		D11/2
IFC 412	D.L.Aml		Ei6, Gi5
IFC 413	D.L.T (Ghana)		H01

Tableau 3 : Les clones utilisés (F.H.A = Forastero Haut-amazonien, F.B.A = Forastero Bas-amazonien, Aml = Amelonado, T = Trinitario, C = Criollo)
G0 = clones d'origine ; G1, G2 = générations, D.L = descendance en fécondation libre.

Hybride	type de croisement	parcelle de DIVO
UF 676 x UPA 402	T x F.H.A	D9 (essai d'implantation)
UPA 409 x IFC 371	F.H.A x F.B.A	D11/5 (essai de reconversion en haies fruitières)
UPA 409 x SNK 109	F.H.A x T	
IFC 705 x IFC 5	F.H.A x F.B.A	D11/5
Mélanges	F.H.A x F.B.A	A4/3 (essai de reconversion en haies fruitières) A 19/1 (essai d'hybrides)

Tableau 4 : Les descendances hybrides utilisées.

(F.H.A = Forastero Haut-amazonien, F.B.A = Forastero Bas-amazonien, T = Trinitario)

2-2 METHODES D'EVALUATION DES FACTEURS.

2-2-1 L'INTENSITE DE LA FLORAISON.

Pour évaluer l'intensité de la floraison, deux méthodes peuvent être utilisées :

- le dénombrement des fleurs épanouies sur des secteurs de troncs ou de branches (BOYER, 1970, 1974 ; PAULIN et al., 1983 JADIN et PAULIN, 1987), qui est une méthode contraignante étant donné la faible durée de vie des fleurs, et peu fiable à cause des possibilités de comptages redondants.

- le comptage des fleurs tombées, sur un support de surface connue et constante (ALVIM et al., 1972 ; ALVIM, 1975 ; MOSSU et al., 1981 ; LACHENAUD et MOSSU, 1985 ; DECAZY et al., 1985 ; VALLE et al., 1990), méthode plus fiable permettant des relevés bi-hebdomadaires. Elle ne prend cependant pas en compte les fleurs nouées qui évoluent en cabosse, mais celles-ci ne représentent toujours qu'un pourcentage très faible des fleurs épanouies ; STEPHENSON (1981) l'estime à 1,7 %, ce qui correspond aux valeurs couramment observées en Côte d'Ivoire (IRCC, 1983).

Nous avons donc adopté la seconde méthode : les supports de comptage étaient des feuilles de fin grillage de matière plastique souple, de 1 m² (1m x 1m), disposés sur le sol, dans les lignes, à proximité des troncs, à raison d' 1 m² pour 1 à 8 arbres, selon les parcelles et les années d'observation.

2-2-2 LE NOMBRE MOYEN D'OVULES PAR OVAIRE.

Le nombre d'ovules d'un ovaire se détermine par comptage sous la loupe binoculaire :

- soit après écrasement de l'ovaire entre deux lames (DE REFFYE et al., 1978 ; SUBALI et ABDULLAH, 1984), technique qui ne peut être retenue : la libération des ovules n'est pas complète, surtout chez les clones à paroi ovarienne épaisse, et une sous-estimation de 2 à 5 ovules par ovaire est souvent constatée par rapport à la dissection (Tableau 18, p 64).

- soit après dissection des carpelles, sur fond noir, avec des ovaires frais ou légèrement ébouillantés. Il s'agit alors d'une dissection minutieuse d'ovaires de petite taille (2 mm de long pour 1,2 à 1,5 de large).

Pour simplifier l'opération, nous avons voulu savoir s'il était nécessaire de disséquer entièrement l'ovaire à 5 carpelles pour déterminer le nombre d'ovules.

En utilisant des échantillons de 100 fleurs de divers clones ou descendances hybrides nous avons pu montrer que le nombre d'ovules par carpelle suivait une loi normale, et que les valeurs obtenues par la dissection de 2 carpelles au hasard par fleur, sur 40 fleurs, n'étaient pas corrélées ni statistiquement différentes. La fleur de cacaoyer étant pentamère (le taux d'hexamérie est nul dans notre matériel), les paramètres de l'ovaire peuvent donc se déduire de ceux du carpelle : moyenne et écart-type sont multipliés par 5 et la variance par 25.

Pour une précision relative sur la moyenne de 2 %, en prenant une valeur de 0,1 pour le coefficient de variation (alors que les valeurs relevées varient de 0,04 à 0,09), le nombre de fleurs nécessaires a été estimé à 98 par la formule de DAGNELIE (1975)

$$N = \frac{(t(1-\alpha/2))^2 \cdot CV^2}{D_r^2} \quad \text{avec } \alpha = 0,05$$

La méthode retenue consiste donc à disséquer un carpelle par fleur, sur 100 fleurs fraîches recueillies équitablement sur plusieurs arbres du même clone ou de la même descendance hybride.

2-2-3 LA POLLINISATION.

Le nombre de grains de pollen déposé sur les stigmates et les styles est compté après coloration spécifique de l'exine par le vert malachite, en solution aqueuse à 0,005.

Les fleurs épanouies sont prélevées au hasard le matin entre 8 et 10 heures et recueillies individuellement dans de petites boîtes cubiques

de 2 cm de côté. Il importe de manipuler fleurs et boîtes avec précautions pour éviter les pertes et dépôts parasites de pollen.

Au laboratoire, les styles sont ensuite délicatement extraits et montés entre lame et lamelle dans une gouttelette de colorant. L'observation a lieu au microscope et les grains sont dénombrés jusqu'à 39 ; au delà de cette valeur ils sont considérés comme des amas, qui peuvent compter des centaines de grains.

On établit alors un diagramme des fréquences, ou histogramme, du nombre de grains de pollen par style ; les amas sont cumulés à la valeur 40.

Cette technique est très voisine de celle utilisée par PARVAIS *et al.* (1977) et DE REFFYE *et al.* (1978).

2-2-4 LA COMPATIBILITE.

La détermination de la compatibilité se fait par des pollinisations contrôlées à raison d'au moins 50 fleurs par clone. Elles sont réalisées en période favorable, c'est-à-dire en grande saison des pluies, de mai à juillet. Il est en effet primordial d'opérer sur des arbres en excellent état physiologique, légèrement avant ou au début du "pic" de nouaisons naturelles.

Après ce "pic", les éventuelles nouaisons provenant d'autofécondations, concurrencées par les nombreuses chérelles issues de fécondations libres, flétrissent abondamment ; il en est de même en période de fructification ou de sécheresse.

Les fleurs sont isolées par de petits manchons la veille de l'anthèse, dans l'après-midi, et sont autopollinisées le matin vers 9 heures. L'autopollinisation consiste à frotter successivement 2 étamines prélevées sur une autre fleur, contre les stigmates de la fleur concernée. Le manchon est maintenu deux jours pour éviter les pollinisations parasites.

VOELCKER (1937) ayant montré que des fleurs auto-incompatibles autofécondées pouvaient présenter un gonflement de l'ovaire et se maintenir sur l'arbre plusieurs jours, nous avons choisi de faire nos relevés à 10 jours.

2-2-5 LA VIABILITE DU POLLEN

La viabilité du pollen peut être estimée soit directement, par des germinations sur des milieux appropriés, soit indirectement par des colorations vitales.

Les quelques auteurs ayant étudié la germination des grains de pollen de cacaoyer présentent des techniques et milieux très différents (Tableau 5). Nous avons donc procédé par essais pour finalement adapter le milieu de BOUHARMONT (1960) à nos propres conditions : 15 g de saccharose et 2 g d'agar-agar dans 100 cc d'eau

distillée. Ce milieu est coulé en boîtes de Petri de petit diamètre (5 cm), « ensemencé » en pollen et mis à l'étuve à 30°C en présence d'eau libre pendant 5 heures.

A la sortie de l'étuve on applique une goutte de colorant sur les grains de pollen, puis une lamelle. L'observation a lieu au faible grossissement (100). Trois colorants ont été essayés : le carmin acétique, le vert malachite et le bleu d'aniline ; ils ont tous permis l'observation, mais les deux premiers ont été préférés.

Dans quelques cas nous avons utilisé la technique décrite par J et Y. HESLOP-HARRISON (1970) : les grains de pollen sont observés en fluorescence immédiatement après leur dépôt dans une goutte d'un mélange de solution nutritive à 18 % de saccharose et de diacétate de fluoresceïne dissout dans l'acétone.

Mais cette technique ne constitue pas un test de la fertilité du pollen.

Nous avons toujours observé "l'effet population" ou "effet de stimulation" décrit par CAMEFORT et BOUE (1980), mais cependant jamais rapporté chez le cacaoyer : les grains agglutinés en masse germent beaucoup mieux que les isolés. Comme le décompte des grains germés est impossible dans les gros amas, nous nous sommes bornés aux grains isolés ou aux petits groupes, permettant l'identification individuelle. Dans l'absolu nos taux de germination sont donc sous-évalués.

Auteurs	Milieux optimaux		
	Sucre	Concentration	Agar-agar
CHEESMAN (1927)	sucre de canne	5 %	1,5 - 2 %
VOS (1948)	glucose	4 %	1,5 %
POLANIA (1953)	saccharose	5 %	1,5 %
VALLECILLA (1953)	saccharose	5 %	1,5 %
BOUHARMONT (1960)	saccharose	13 %	2 %
MARTINSON (1976)	saccharose	5 %	2 %
RAVINDRAN (1977)	saccharose	15 - 20 %	0 %

Tableau 5 : Milieux utilisés pour l'étude de la germination des grains de pollen de cacaoyer.

2-2-6 LE DENOMBREMENT DES OVULES FECONDES ET DES GRAINES.

A- Nombre d'ovules fécondés dans les chérelles.

Pour les jeunes fruits d'une longueur inférieure à 4 cm, nous avons utilisé la technique décrite par LANAUD (IRCC, 1983). Elles sont disséquées après 10 à 20 mn d'immersion dans l'eau bouillante. Les ovules sont comptés à la loupe binoculaire sur fond noir.

Pour les chérelles plus grandes (≥ 4 cm) nous avons utilisé la technique décrite par MOSSU (1980). On procède à 5 sections au scalpel le long des sillons intermédiaires qui correspondent aux 5 loges du fruit en formation. Les ovules sont coupés en deux et dénombrés.

B-Nombre de graines dans les cabosses mûres.

Différents types de graines (ou "fèves") peuvent se rencontrer dans une cabosse mûre. Outre les graines normales on observe aussi :

- des "fèves plates", qui sont des "graines" réduites aux téguments, contenant parfois un embryon plus ou moins développé.

- des graines indurées, de taille généralement inférieure à la moyenne. C'est cependant plus souvent l'ensemble des graines de la cabosse qui présente cette particularité, avec prise en masse des graines, rendant leur dénombrement très difficile.

Dans nos comptages nous avons fait deux groupes :

- les fèves normales (+ éventuellement indurées isolées),
- les "fèves plates".

Le nombre de cabosses à étudier pour estimer le nombre moyen de graines est établi d'après son coefficient de variation (variant de 0,08 à 0,45). En prenant une erreur relative maximum de 0,05 et un degré de confiance de 0,95, il faudrait 10 cabosses pour un CV de 0,08 , 30 pour 0,20, 140 pour 0,30 et 317 pour 0,45. Pour des raisons pratiques, nous nous sommes limités à 200 cabosses, tout en conservant une précision acceptable : pour un CV de 0,45, l'erreur relative est de 0,063, soit 1,6 fèves pour une moyenne de 26.

2-3 METHODES STATISTIQUES.

Les méthodes statistiques que nous avons utilisées sont classiques :

- La régression linéaire, avec éventuellement détermination de l'intervalle de confiance du coefficient de corrélation r et test de non-nullité du coefficient de régression (DAGNELIE, 1975). Dans le cas d'une régression linéaire significative de Y en X, nous précisons la valeur du coefficient de détermination, r^2 , qui représente la part de variation expliquée par la régression.

- Les tests « **F** » d'homogénéité des variances et « **t** » de comparaison de 2 moyennes. Pour les comparaisons multiples de moyennes nous avons eu recours au test de Newman et Keuls (GOUET, 1974).

- L'analyse de variance à un ou deux critères de classification.

Les histogrammes du nombre de fèves par cabosse, ou du nombre d'ovules fécondés par chérelle, ont été analysés de la façon suivante :

- dans le cas d'histogrammes unimodaux, peu asymétriques, nous avons utilisé les tests classiques de comparaison de moyennes, si les variances étaient homogènes. Nos effectifs étant en général grands et égaux, le test "**t**" a été choisi pour sa robustesse. Les transformations de variables ont été utilisées : dans les cas d'asymétries négatives rencontrés, il s'agissait donc de formules du type Log (K - x). Leur application n'a pas modifié les résultats obtenus avec les données brutes.

- dans le cas d'histogrammes sans mode, ou avec asymétrie très prononcée, nous avons utilisé un test non paramétrique de comparaison de fréquences, lui aussi classique, le test de Kolmogorov-Smirnov (DAGNELIE, 1975).

La quasi-totalité des calculs et analyses a été réalisée à l'aide du logiciel STATITCF, élaboré par l'ITCF. Dans les autres cas nous avons réalisé, avec l'aide de collègues de l'IRCC, les programmes nécessaires.

2-4 PRESENTATION.

Les tableaux de chiffres bruts ou les figures non indispensables à la compréhension immédiate du texte ont été annexés à la fin du document. Dans ce cas, la lettre A (pour Annexe) est accolée au numéro du tableau ou de la figure : exemple Tableau 12A.

CHAPITRE III.

LES COMPOSANTES DE LA PRODUCTION.

Dans ce chapitre sont exposés quelques résultats concernant les relations physiologiques entre composantes de la production, qui constituent, comme nous avons pu le constater, un domaine ayant été peu étudié.

Pour un cacaoyer isolé, une ligne ou une parcelle de cacaoyers, la production de fèves fraîches s'exprime par les 2 formules :

$$PF = N \cdot P \quad (1, \text{ p } 28)$$

et :

$$PF = N \cdot \bar{n} \cdot \bar{p} \quad (2, \text{ p } 28)$$

avec : PF = poids total de fèves fraîches,
N = nombre total de cabosses récoltées,
P = poids moyen de fèves fraîches par cabosse.
 \bar{n} = nombre moyen de fèves par cabosse,
 \bar{p} = poids moyen d'une fève fraîche

Nous avons donc étudié dans un certain nombre de situations les relations entre les paramètres pris deux à deux, à l'intérieur d'un matériel de même type génétique, clone ou descendance hybride.

3-1 Relation entre le nombre total de cabosses (N) et le poids moyen de fèves fraîches par cabosse (P).

Même dans le cas d'utilisation d'un matériel homogène, il est important de savoir dans quelles limites le poids moyen de fèves fraîches par cabosse peut être considéré comme constant. Il arrive en effet d'observer parfois des arbres fortement chargés de cabosses d'une taille inférieure à celle des arbres voisins pourtant de même type génétique.

Cependant, pour étudier la relation entre le nombre total de cabosses et le poids moyen de fèves fraîches par cabosse, il faut pouvoir faire varier de façon importante le premier paramètre, tout en restant en

conditions naturelles pour permettre des comparaisons valides. La technique qui nous a semblé la plus efficace est le recours aux éclaircies, qui modifient la densité et les écartements, et donc la physiologie des arbres. Dans certains cas il est ainsi possible de multiplier la productivité (nombre de cabosses / arbre) par 5 (IRCC, 1983).

Nous avons donc étudié deux descendance hybrides, représentées par 10 arbres du même âge, dans 3 dispositifs de plantation différents et pendant 3 campagnes successives. Les dispositifs étaient les suivants

- A : 6 m x 2,5 m, soit 666 arbres / Ha,
- B : (3 m + 9 m) x 2,5 m, même densité,
- T : 3 m x 2,5 m, témoin à 1333 arbres / Ha.

Les traitements A et B sont des dispositifs en haies résultant d'éclaircies à raison d'une ligne sur 2 (A) ou de 2 sur 4 (B).

Les résultats bruts sont présentés dans le Tableau 6A. Les coefficients de corrélation linéaire sont les suivants :

	cabosses saines - poids moyen	cabosses totales - poids moyen
UPA 409 X SNK 109	- 0,53	- 0,30
ICF 705 X IFC 5	0,39	0,39

(le seuil de signification à 5 % vaut 0,67)

Les densités et écartements étant très différents, donc les conditions physiologiques, et les niveaux de production compris entre 17 et 78 cabosses par arbre, on doit donc en déduire que la régulation hypothétique évoquée par HUTCHEON (1976, b ; 1981) ne serait effective que pour des productivités très élevées.

3-2 Relation entre le nombre total de cabosses (N) et le nombre moyen de graines par cabosse (\bar{n}).

Pour les mêmes raisons que précédemment, nous avons utilisé les dispositifs en haies. Le matériel végétal étudié est la descendance hybride IFC 705 x IFC 5, pendant 3 récoltes principales.

Les résultats sont donnés dans le Tableau 7A. Leur analyse ne montre pas de corrélation significative entre les 2 paramètres puisque r vaut - 0,41 pour un seuil à 5 % de 0,67.

3-3 Relation entre le nombre moyen de graines par cabosse (\bar{n}) et le poids moyen d'une fève (\bar{p}).

Nous avons étudié cette relation chez le clone UPA 409, sur 501 cabosses récoltées en un même passage.

Le coefficient de corrélation entre \bar{n} et \bar{p} est hautement significatif (- 0,229 pour un seuil à 1 % de 0,11) mais le coefficient de détermination r^2 est très faible (0,052).

De même, chez le clone SCA 6, on note une régression linéaire (avec r négatif) entre le nombre de fèves et le poids moyen d'une fève : sur un effectif de 48 cabosses, r est hautement significatif (- 0,44), mais la valeur explicative de la régression reste faible (0,19) (cf chapitre VI, 6-1-2).

Si, dans la récolte du clone UPA 409, on regroupe les cabosses par classes de nombres de fèves, on peut mettre en évidence une corrélation négative hautement significative ($r = - 0,88$) entre les valeurs moyennes de \bar{n} et \bar{p} (Tableau 8). Dans ce cas r^2 est beaucoup plus élevé (0,77) mais cependant, la compensation qui résulte de cette corrélation est largement insuffisante puisque le poids moyen de fèves fraîches par cabosse (\bar{P}) est corrélé avec \bar{n} de façon parfaite ($r = 0,99$, $r^2 = 0,99$) : on peut donc, en pratique, considérer \bar{p} constant chez un même clone, quel que soit le nombre moyen de fèves.

Effectif (cabosses)	\bar{n} Nombre moyen de fèves par cabosse	\bar{p} poids moyen d'une fève (g)
50	13,26	2,95
50	17,38	2,86
50	20,28	2,81
50	23,82	2,76
50	28,18	2,83
50	32,26	2,78
50	37,12	2,73
50	41,82	2,65
50	45,08	2,74
51	51,57	2,67

Tableau 8 : Valeurs de \bar{n} et \bar{p} pour le clone UPA 409.
Classes de 50 cabosses (Cil DIVO, 03/87).

3-4 Conclusions.

On peut déduire des résultats précédents qu'ils impliquent une absence de corrélation linéaire entre \bar{N} et \bar{p} .

En effet, si une telle relation existait entre ces deux paramètres, nous aurions : $N = a \bar{p} + b$,

comme $\bar{p} = a_1 \bar{n} + b_1$ (cf 3-3)

Cela impliquerait : $N = aa_1 \bar{n} + ab_1 + b$

ce qui est égal à : $N = a_2 \bar{n} + b_2$

or nous avons vu (3-2) que ce n'est pas le cas.

Nos résultats confirment donc les quelques données bibliographiques sur le sujet, exposées en 1-2 (RUINARD, 1961 ; ESKES et al., 1977) : la seule corrélation mise en évidence est celle entre le nombre moyen de fèves par cabosse et le poids moyen d'une fève. Quoique toujours significative chez les clones que nous avons étudiés, sa valeur explicative (r^2) reste toutefois faible et sans importance pratique. La relation mise en évidence entre \bar{n} et \bar{p} ne joue donc aucun rôle compensateur.

Nous concluons donc que les corrélations physiologiques entre les trois composantes de la production, qui existent chez le cacaoyer comme chez toute plante (VILAIN, 1987), sont négligeables dans nos conditions et au niveau de rendement de nos expériences.

CHAPITRE IV

LES FACTEURS LIES A LA PRODUCTION EN NOMBRE DE CABOSSES

4-1 LA FLORAISON.

Nous avons cherché à connaître la relation globale existant entre l'intensité de la floraison et le rendement d'un groupe de cacaoyers, dans diverses situations. Les relations que nous établirons le seront donc à partir de moyennes, et non de valeurs individuelles. Il nous est en effet apparu, par expérience, qu'il était illusoire d'isoler virtuellement, pour évaluer leur floraison, des arbres vivant en population très dense : les estimations sont trop peu fiables.

Le Tableau 9 montre la variété des situations étudiées, en ce qui concerne :

- le matériel génétique : hybrides de type UPA croisés par Bas-amazoniens, largement auto-incompatibles, à floraison quasi-permanente, ou plus proches des Amelonado (exemple IFC 705 X IFC 5) plutôt autocompatibles et à floraison groupée, ou encore de type Trinitario par Haut-amazonien,

- le dispositif : parcelles classiques, à deux densités, ou parcelles reconverties en "haies fruitières" suivant diverses modalités,

- les pratiques culturales : présence ou non d'ombrage, fumure minérale ou non.

Pour chacune des situations décrites ont été notées les intensités de floraison (nombre de fleurs recueillies par m²) et les rendements en cabosses (saines) au m², pour plusieurs récoltes principales.

Les résultats bruts sont présentés dans le Tableau 10. L'analyse des 22 couples de données intensité de floraison - rendement ne révèle pas de corrélation linéaire significative, puisque r vaut - 0,17, pour un seuil de signification à 5 % de 0,42.

L'analyse réduite aux 8 couples de données de la parcelle D9, donc pour le même matériel génétique, montre une valeur plus élevée de r (0,46), cependant non significative.

Parcelle	D9			A4/3		D11/5		
Traitement	A	B1	B2	haies	témoins	A	B	T
Hybride	UF676 X UPA402			mélange à ♀ UPA		3 et 4		
Age (années)	11 à 15			9 à 10		11 à 14		
Nb d'arbres suivis	64	33	37	80	160	10	10	10
Ecartements (m)	3 X 2.5			(2 + 6) X 2	2 X 2	6 X 2.5	(9+3) X 2.5	3 X 2.5
Nb d'arbres par Ha	1333			1250	2500	666		1333
Ombrage	+	-		-		-		
Fumure	-	+	-	+	+	+		
Nb d'arbres théorique par tapis de 1 m ²	4			4	8 puis 4	1 à 1,25		

Tableau 9 : Les diverses situations d'étude.

- Hybride 3 = UPA 409 X IFC 371,
- Hybride 4 = IFC 705 X IFC 5.

Parallèlement à ces notations avaient lieu des comptages de fèves et diverses pesées utiles pour la suite du travail. Dans la parcelle D9-A entre juillet et décembre 1981, des études plus complètes, avec mesure des taux de pollinisation, ont été menées. Le protocole expérimental concernant D9 a déjà été décrit par LACHENAUD et MOSSU (1985).

Parcelle	Hybri- de	Périodes d'étude floraison récolte		Intensité floraison	Rendement
D9 A (Ombre) D9 B (B1+B2) (Soleil)	UF676 X UPA402	7/79-10/79	11/79-3/80	1552	0,70
		5/80-8/80	10/80-1/81	2295	0,97
		7/81-10/81	12/81-3/82	2920	0,55
		5/82-8/82	10/82-1/83	5240	0,61
		7/79-10/79	11/79-3/80	5357	2,08
		5/80-8/80	10/80-1/81	5068	2,25
		7/81-10/81	12/81-3/82	5093	1,03
		5/82-8/82	10/82-1/83	5596	1,00
A4/3 haie Témoin	mélange	5/81-10/81	10/81-4/82	5082	2,46
				5311	1,81
A D11/5 B T	UPA409 X IFC371	3/83-7/83	9/83-12/83	1846	1,68
				6578	4,61
				3173	3,37
A D11/5 B T	IFC705 X IFC 5			3933	4,34
				4301	4,74
				3070	4,25
A D11/5 B T	IFC705 X IFC 5	3/85-8/85	8/85-2/86	1418	4,40
				1170	2,75
				2295	3,89
A D11/5 B T	IFC705 X IFC 5	4/86-9/86	9/86-1/87	550	3,51
				1626	3,76
				1622	3,99

Tableau 10 : Intensité de floraison et rendement correspondant
(cabosses / m²)

4-2 LA POLLINISATION.

Au delà de son caractère évidemment indispensable dans la production, il est important de savoir si le niveau habituellement faible de la pollinisation naturelle peut avoir une influence sur le nombre de cabosses produites ; en d'autres termes, si la pollinisation naturelle résultant de l'activité d'insectes pollinisateurs peut être insuffisante et limiter la production.

A- La charge en pollen des fleurs tombées.

Bien que la charge en pollen des fleurs tombées n'ait jamais été étudiée, il est admis qu'il s'agit de fleurs insuffisamment ou mal

pollinisées.

Nous avons mené une expérience (décrite Chapitre V, § 5-3-3) dont le but était d'établir les probabilités de chute des fleurs suivant leur charge en pollen, à partir de trois éléments :

- la charge en pollen des fleurs épanouies,
- la charge en pollen des fleurs détachées de l'arbre,
- le taux de survie des fleurs, suivies individuellement jusqu'à 6 jours.

Les résultats, présentés dans le Tableau 27 (p 76), montrent qu'un taux important de fleurs bien pollinisées par des amas de grains de pollen (≥ 40 grains) chute avant 6 jours. Même dans les conditions idéales (clone parfaitement autocompatible et inter-compatible en période favorable) les fleurs pollinisées par de gros amas chutent en abondance, de l'ordre de 50 % à 6 jours.

Ainsi, la pollinisation naturelle pourrait assurer des productions bien supérieures à celles enregistrées, et ne peut donc logiquement constituer une limite à la production.

B- Relation pollinisation-production en conditions naturelles.

La relation "taux de fleurs pollinisées-production en nombre" est difficile à étudier.

En effet, en pollinisation naturelle, les taux de fleurs pollinisées pour une période donnée sont toujours très peu variables d'une parcelle à l'autre, tandis qu'en pollinisation manuelle, il est impossible d'atteindre, en périodes favorables à la nouaison, les taux naturels qui sont de 5 à 10 % de fleurs bien pollinisées, étant donné la quantité énorme de travail que cela représenterait.

Dans certains cas cependant, les taux de pollinisation naturelle peuvent varier fortement si l'écologie des parcelles présente des différences notables.

Dans la parcelle D9, une étude de la pollinisation menée entre juillet et octobre 1981 sur la descendance hybride UF 676 x UPA 402, a montré environ 2,5 fois plus de fleurs bien pollinisées dans les sous-parcelles sous ombrage que dans celles en pleine lumière. Les taux de pollinisation étaient déterminés sur des échantillons de 1000 fleurs.

Les résultats des observations sont présentés dans le Tableau 11, où T1 représente le taux de fleurs pollinisées (au moins un grain de pollen) et T2 le taux de fleurs pollinisées par des amas (40 grains au moins). Le nombre de fleurs produites a été évalué en multipliant l'intensité de floraison par la surface théorique occupée par les arbres (LACHENAUD et MOSSU, 1985).

Traitement	F	T1	T2	F X T1	F X T2	N
A (ombrage)	1401600	0,158	0,050	221453	70080	264
B (soleil)	2673825	0,104	0,019	278078	50803	543

Tableau 11 : Floraison, pollinisation et nombre de cabosses récoltées sur UF 676 x UPA 402 en parcelle D9.

- F = nombre total de fleurs produites entre juillet et octobre 1981,
- T1 = taux de fleurs pollinisées par au moins 1 grain de pollen
- T2 = taux de fleurs pollinisées par des amas (≥ 40 grains)
- N = nombre de cabosses.

On constate que les taux de fleurs bien pollinisées sous ombrage ne permettent pas de compenser le handicap d'une floraison plus faible, et que le nombre de cabosses produites y est bien inférieur à ce qu'il est en pleine lumière.

A l'évidence, des facteurs autres que la pollinisation régissent la production et en déterminent le niveau : les pourcentages de fleurs bien pollinisées qui évoluent en cabosses saines sont seulement de 1 % en pleine lumière et de 0,37 % sous ombrage.

4-3 L'ORIGINE GENETIQUE DU POLLEN.

L'influence de l'origine génétique du pollen utilisé sur le nombre de cabosses produites est de constatation courante en pollinisation manuelle (VELLO et NASCIMENTO, 1971). Nous avons déjà montré que, sur le clone UPA 620, le taux de cabosses récoltées par rapport aux fleurs pollinisées pouvait varier de 0 à 0,65 suivant les mélanges de pollen utilisés (LANAUD et al., 1987) ; nous présentons ici les résultats d'autres expérimentations en pollinisation manuelle et naturelle.

A-En pollinisation manuelle avec des mélanges de pollen.

Nous avons étudié, en période physiologique favorable, l'influence de 3 types de pollen sur la production en nombre de cabosses.

Dans plusieurs champs semenciers, nous avons procédé à des pollinisations (après isolement) à l'aide d'auto-pollen, d'allo-pollen

compatible et du mélange des deux pollens en quantités équilibrées (une étamine de chaque).

Les arbres "femelle" étaient choisis de vigueur comparable, et les trois types de pollinisation étaient représentés de façon équilibrée sur chaque arbre. Les arbres, qui avaient été débarrassés en début d'expérience des chérelles et cabosses naturelles, reçurent environ 30 pollinisations manuelles seulement.

Les résultats bruts sont donnés dans le Tableau 12A : ils montrent que, pour les 7 clones étudiés, les taux moyens de réussite (nombre de cabosses récoltées / nombre de fleurs pollinisées) sont de :

- 0,03 dans les cas d'autopollinisation
- 0,32 dans les interpollinisations
- 0,22 dans les pollinisations avec un mélange d'auto et d'allopollen.

B-En pollinisation manuelle avec plusieurs pollens.

Nous présentons les résultats d'une expérience menée sur 2 clones Haut-amazoniens, l'un réputé autocompatible (T16/613), l'autre non (NA 32). Dans chaque cas, l'autopollen et 2 allopollens compatibles ont été utilisés, de façon équilibrée pour chaque arbre (Tableau 13).

Clone ♀	pollen	N1	N2	N3	N3/N1
T16/613	T16/613	102	87	9	0,088
	IFC 5	101	80	16	0,158
	P7	100	87	18	0,180
NA 32	NA32	100	47	5	0,050
	IFC 5	101	83	17	0,168
	ICS 39	96	87	19	0,197

Tableau 13 : Taux de récolte pour 2 clones en pollinisation manuelle.

- N1 : nombre de pollinisations manuelles,
- N2 : nombre de nouaisons à 10 jours,
- N3 : nombre de cabosses récoltées,
- N3/N1: taux de récolte.

On constate que les deux clones "femelles" sont faiblement auto-compatibles (8,8 et 5,0 % de cabosses produites en autofécondation), mais que l'expression du phénomène n'est pas la même à 10 jours.

C-En pollinisation naturelle.

Cette étude (LACHENAUD et SOUNIGO, 1991) a été menée dans un champ semencier biclonal constitué des clones suivants :

- clone "femelle": UPA 409, Haut-amazonien auto-incompatible,
- clone "mâle" : IFC 1, Bas-amazonien Amelonado autocompatible.

Le but était d'étudier l'influence de la densité de mâles sur divers paramètres de la production, dont le nombre de cabosses et le nombre moyen de fèves par cabosse. Les trois traitements suivants avaient été adoptés:

- A : suppression totale des mâles,
- B : densité de mâles réduite de moitié (5 mâles pour 100 arbres)
- C : témoin (10 % de mâles).

Le dispositif d'étude était un carré latin 3 X 3. Chacune des 9 parcelles élémentaires comprenait 100 arbres, dont 36 utiles au centre, sur lesquels eurent lieu toutes les observations. Les arbres "femelles" ont été récoltés d'octobre 1987 à février 1988, soit une récolte principale complète.

En plus des paramètres quantitatifs de la production, nous avons déterminé, à partir d'un échantillon aléatoire provenant des diverses parcelles élémentaires, l'origine génétique des semences produites dans les trois traitements, par analyse électrophorétique (système enzymatique étudié : isocitrate déshydrogénase, ICD)

L'analyse des résultats montre que les différences notées dans les productions ne sont pas significatives (Tableau 14), alors que l'ambiance pollinique, traduite par des proportions différentes d'hybrides dans les semences, est différente dans les trois traitements.

Objet	Cabosses S	T	Poids de fèves fraîches (kg)	Nb moyen de fèves/cabosse	% d'autofé- condations
A	2936	3554	250	28,9	91,0
B	3366	3924	314	31,1	82,5
C	3020	3520	279	30,6	44,9

Tableau 14 : Résultats de la récolte principale 1987-1988 du clone UPA 409 (LACHENAUD et SOUNIGO, 1991).

(S = cabosses saines, T = cabosses totales).

- A : absence de ♂,
- B : 5 % de ♂,
- C : 10 % de ♂.

Ainsi, en conditions de pollinisation naturelle, un clone auto-incompatible a produit autant de cabosses en autopolinisation presque stricte qu'en pollinisation mixte. Ce clone, UPA 409, testé dans un autre champ semencier (Ei4, Tableau 12A) présentait un taux nul de réussite des autopolinisations, mais en d'autres circonstances peut montrer des taux de réussite de quelques %. C'est dire le nombre extrêmement élevé d'autopolinisations qui peuvent se produire en pollinisation naturelle, excédant de toute évidence la capacité productive des arbres.

Il semble donc (du moins avec du matériel Forastero Haut-amazonien), que l'origine génétique du pollen n'ait pas d'influence sur le nombre de cabosses produites en pollinisation naturelle. L'apparente contradiction des résultats entre pollinisation manuelle et naturelle provient uniquement de leur importance absolue non comparable : en pollinisation manuelle, chaque arbre fait l'objet de quelques dizaines (au plus une centaine) de pollinisations, alors qu'en pollinisation naturelle elles se comptent par milliers.

4-4 LE FLÉTRISSEMENT DES FRUITS.

Il est maintenant bien établi que le flétrissement des chérelles est un mécanisme physiologique de régulation de la production, comparable aux chutes de jeunes fruits chez de nombreuses plantes. Il ne peut donc s'agir d'un facteur limitant l'importance de la récolte.

Ainsi, lors de l'expérience décrite précédemment (§ 4-3-A) nous notions également les fruits flétris. L'intensité du flétrissement a été exprimée par le rapport :

$$\frac{\text{nombre de fruits flétris entre 10 jours et 2 mois}}{\text{nombre de nouaisons à 10 jours}}$$

(dans les conditions de l'expérience il n'y a plus eu de flétrissement après 2 mois)

L'analyse des résultats, présentés dans le Tableau 15A, montre qu'il n'existe pas de corrélation significative entre l'intensité du flétrissement et le nombre de fruits formés ($r = - 0,45$, pour un seuil à 5 % de 0,57). L'importance de la récolte, en nombre de cabosses, n'est donc pas liée à l'intensité du flétrissement. Notons que le flétrissement semble moindre en allopollinisation.

4-5 CONCLUSION

Ce chapitre a montré que l'intensité de la floraison n'était pas significativement corrélée avec le nombre de fruits chez le cacaoyer, de manière générale. Cela pourrait cependant être le cas pour un même matériel génétique dans des conditions comparables.

La pollinisation, en tant que transport et dépôt de pollen, ne peut être jugée "insuffisante". L'origine génétique du pollen, importante en pollinisation manuelle, à petite échelle, semble cependant moins importante en pollinisation naturelle, étant donné le grand nombre de fleurs concernées.

L'intensité du flétrissement des fruits n'est ni corrélée avec la production en nombre, ni constante. C'est un phénomène d'importance variable, même si, en parcelle adulte équilibrée, sous climat régulier, son impact semble constant (PAULIN, 1981). Il s'agit donc par conséquent d'un phénomène de régulation, comme cela est actuellement admis (WOOD et LASS, 1985).

Nos résultats permettent donc de nuancer ceux d'HUTCHEON (1976, 1981), pour qui la production est contrôlée par l'intensité de la floraison, le flétrissement des fruits et la croissance des cabosses, ainsi que ceux de SORIA (1977), qui trouve une corrélation très forte ($r = 0,916$) entre la floraison et la fructification, et de JADIN et PAULIN (1987), pour qui l'augmentation de floraison est responsable des augmentations de rendement. Tous ces auteurs travaillaient cependant sur un matériel végétal homogène.

Une semblable corrélation entre importance de la floraison et nombre de fruits a été montrée chez une autre plante, *Yucca whipplei*, par UDOVIC (1981).

CHAPITRE V.

LES FACTEURS LIES AU NOMBRE MOYEN DE GRAINES PAR CABOSSE.

5-1 INTRODUCTION : le remplissage incomplet des cabosses.

Le mauvais remplissage des cabosses est un phénomène très fréquent mais assez peu décrit explicitement. DE REFFYE et al.(1978), PAULIN (1981), LACHENAUD et MOSSU (1985), JADIN et PAULIN (1987) le rapportent de Côte d'Ivoire. Au Ghana, il est évoqué par GLENDINNING (1963), EDWARDS (1972) et LOCKWOOD et EDWARDS (1980), tandis qu'au Nigeria il ressort des chiffres de TOXOPEUS et JACOB (1970). JAGORET (comm. pers.) le mentionne au Gabon.

En Colombie, RESTREPO (1953) et POLANIA (1953) font allusion aux très faibles nombres moyens de fèves par cabosse relevés chez certains matériels, dans certaines régions, et SALLEE (comm.pers.) le signale de Guyane française. Par contre, le phénomène n'est pas décrit à Trinidad par POUND (1932, a), qui présente des courbes unimodales régulières pour le matériel qu'il étudie.

Les explications proposées par les chercheurs ont trait à la pollinisation (Côte d'Ivoire) ou aux facteurs climatiques (Ghana et Nigeria). Les causes étant présumées uniquement environnementales, le phénomène n'a fait l'objet d'aucune considération en amélioration génétique.

5-1-1 Le remplissage des cabosses en pollinisation naturelle.

Lorsque l'on compte les graines normales de cabosses mûres provenant de récoltes d'arbres, de lignes ou de parcelles, on rencontre plusieurs situations, illustrées par les histogrammes de la Figure 4 :

- en a) : un histogramme unimodal, régulier, à asymétrie négative comme chez la descendance hybride IFC 705 X IFC 5.

- en b) : un histogramme sans mode, comme chez les hybrides vulgarisés de la parcelle A4/3,

- en c) : un histogramme presque bimodal, comme chez le clone UPA 409.

α) IFC705 X IFC 5 (D11/5)

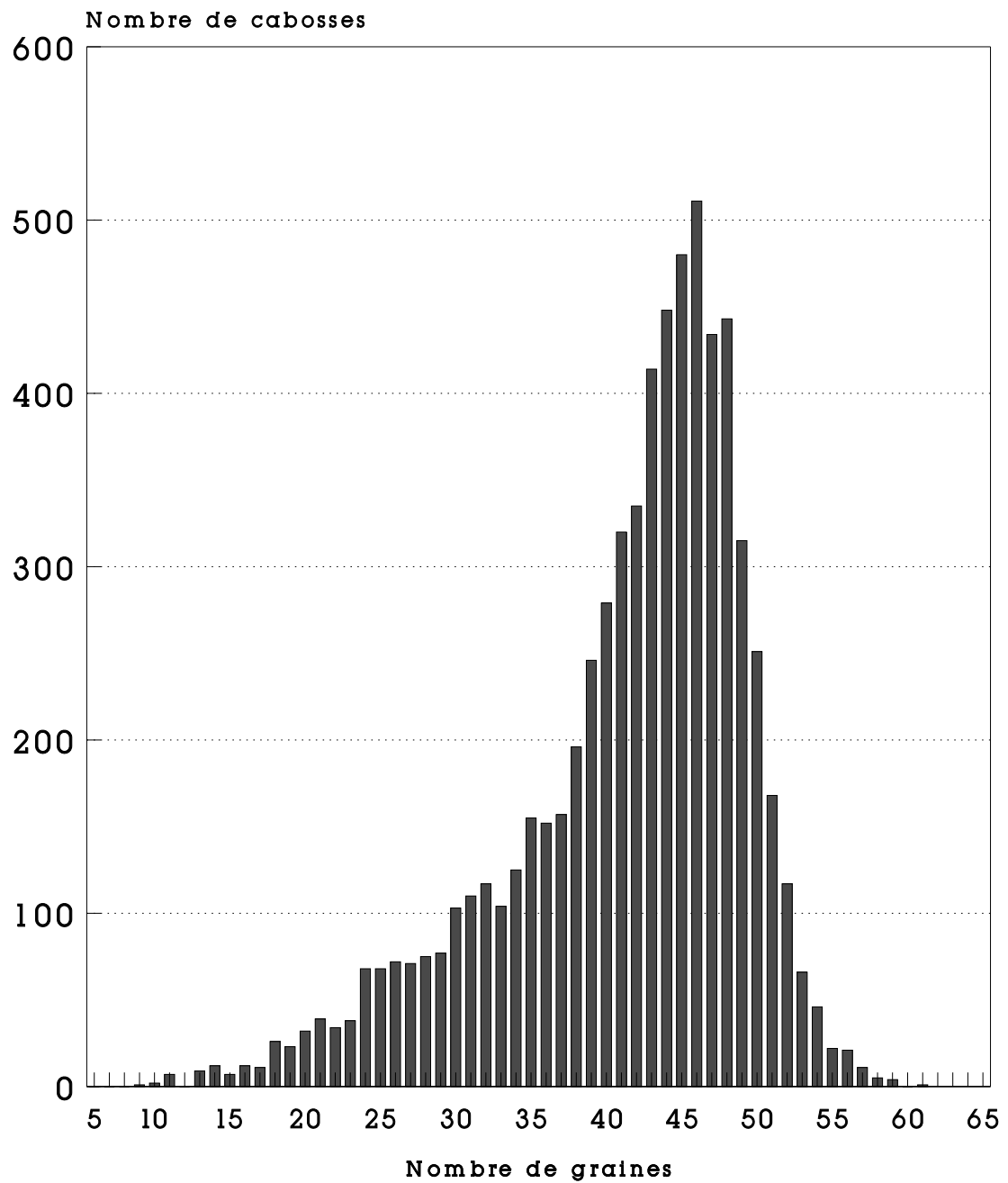


FIGURE 4 (a) : Histogramme du nombre de graines par cabosse.

b) hybrides UPA (A4/3 Haies)

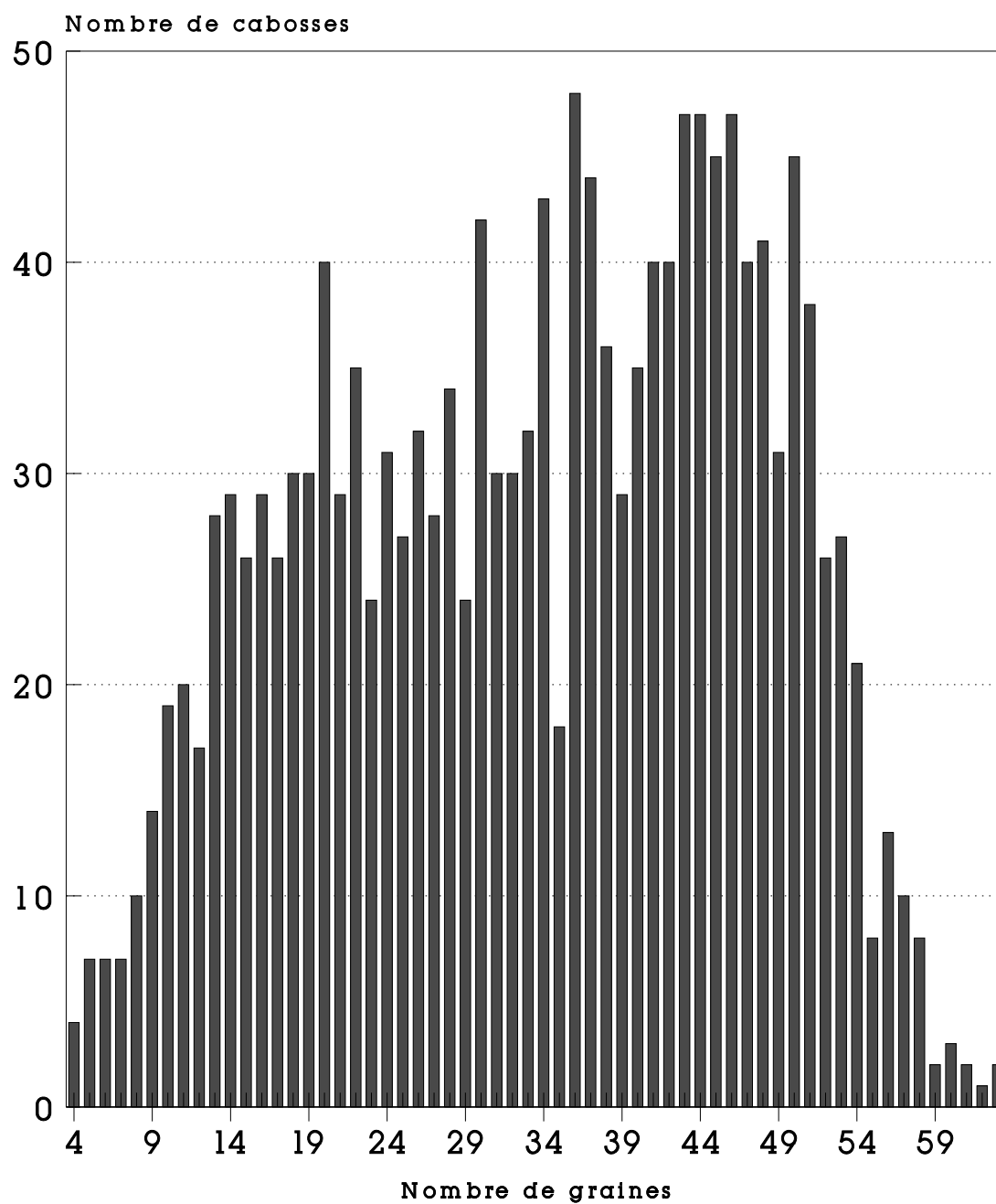


FIGURE 4 (b) : Histogramme du nombre de graines par cabosse.

c) CLONE UPA 409 (Cil)

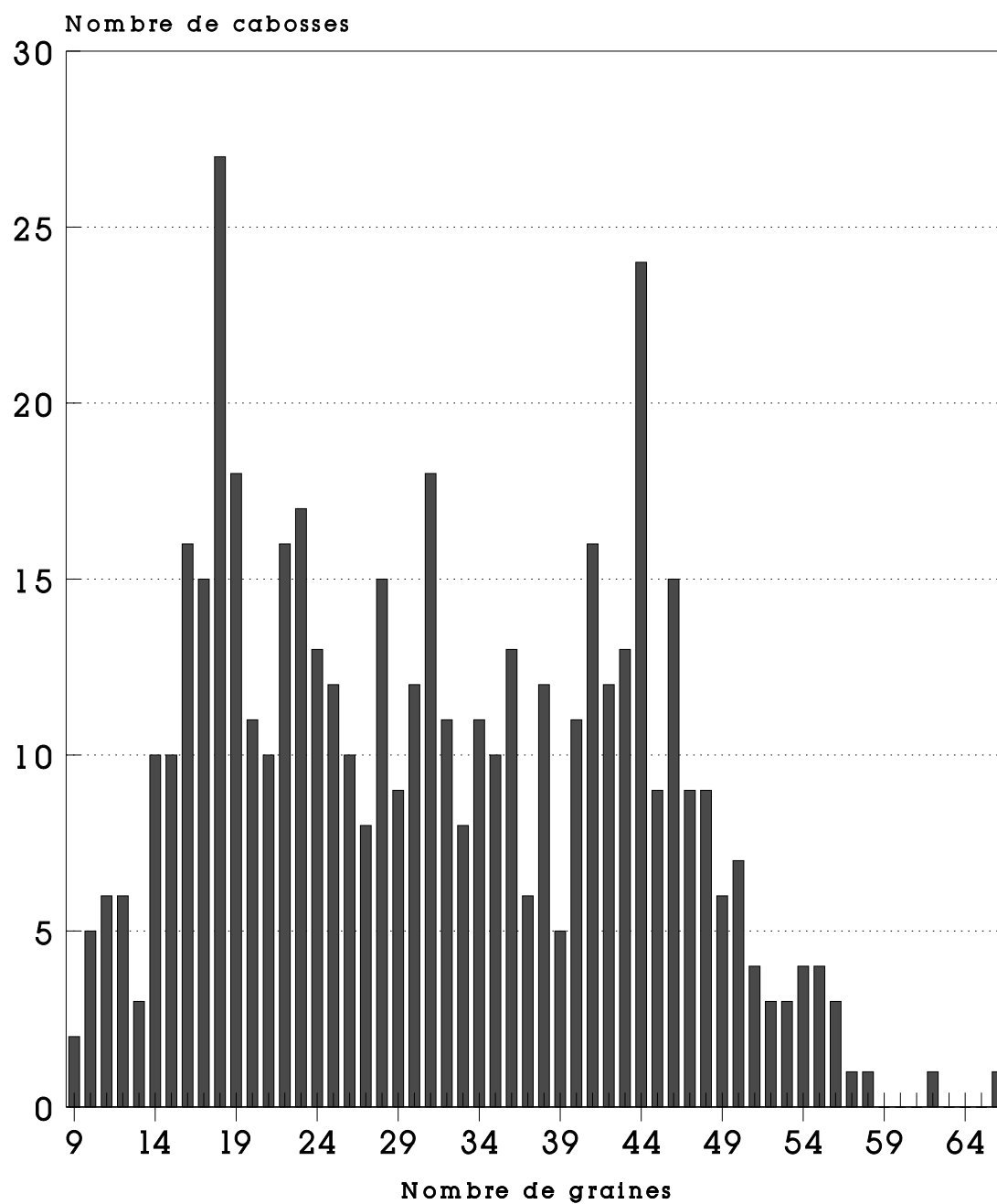


FIGURE 4 (c) : Histogramme du nombre de graines par cabosse.

Pour étudier et quantifier la variabilité du remplissage des cabosses, nous définissons la "fertilité apparente", qui est le rapport du nombre moyen de fèves normales par cabosse à la récolte, au nombre moyen d'ovules par ovaire. On a donc :

$$Fa = \bar{n} / \bar{o}$$

Nous avons cherché à préciser dans quelles situations (matériel génétique, périodes, parcelles, etc..) se rencontre le mauvais remplissage des cabosses.

Le Tableau 16 détaille les clones étudiés ; il faut préciser qu'il n'existe pas de Bas-amazonien (donc d'Amelonado) auto-incompatible et que T16/613 est (avec UPA 404) le seul Haut-amazonien autocompatible que nous connaissions (LOCKWOOD, 1977).

Ces clones ont été étudiés à raison, en principe, de 200 cabosses issues de pollinisation libre par cas, pendant la période 1987-1988.

Population	Compatibilité	
	auto-incompatible	autocompatible
Forastero Haut-amazonien	NA 32 SCA 6 UPA 402 UPA 409 UPA 413	T16/613
Forastero Bas- amaz. (Amelonado)	-	IFC 5
Trinitario	UF 667	ICS 95

Tableau 16 : Les populations et clones étudiés.

Les résultats sont présentés dans le Tableau 17A et les histogrammes du nombre de fèves par cabosse en Figure 5A.

Les classes présentées sont des classes de 2 : la classe n comprend les cabosses à n et n+1 graines.

L'examen des histogrammes montre que les histogrammes unimodaux réguliers à assymétrie négative peu prononcée se traduisent par des valeurs de fertilité apparente supérieures à 0,8. Pour les valeurs inférieures, les histogrammes évoluent progressivement vers les faciès b) et c) présentés en Figure 4, pour lesquels la fertilité apparente est de 0,63 et 0,49.

On constate que les clones présentant un remplissage excellent ou bon sont les suivants : IFC 5, T16/613, ICS 95 et UF 667. Les clones présentant un remplissage incomplet sont UPA 413, SCA 6 et NA 32, tandis que UPA 409 et UPA 402 sont très mal remplis.

On ne note pas d'"effet-parcelle" pour les clones insensibles (par exemple IFC 5, en décembre 1987, en D11/2, D13/4 et G8), ni de variations dans le temps (cas de IFC 5 et UF 667). Par contre, le clone UPA 409 montre des variations inter-parcellaires considérables (33,57 fèves en E14 contre 27,62 en C11 en décembre 1987), ainsi qu'une importante variation dans le temps ; ainsi, en C11, le nombre moyen de fèves par cabosse s'abaisse régulièrement avec le déroulement de la récolte principale, de 35,78 à 26,34.

Notons également que les clones présentant un remplissage correct sont en majorité autocompatibles, alors que les autres sont tous auto-incompatibles.

EDWARDS (1972) a montré qu'au Ghana, le nombre de fèves par cabosse variait beaucoup moins dans l'année chez les Amelonado que chez les autres types de matériel (hybrides Haut-amazoniens) et que les plus grandes valeurs se rencontraient en début de récolte principale.

5-1-2 Le remplissage des cabosses en pollinisation contrôlée.

Quelques expériences de pollinisation manuelle avec du pollen choisi compatible et viable montrent que le remplissage des cabosses semble toujours excellent dans ces conditions (PAULIN, 1981 ; DE REFFYE et al, 1978).

Cependant, d'autres travaux montrent que le nombre moyen de graines par cabosse varie fortement quel que soit le mode de pollinisation : JACOB et TOXOPEUS (1969), EDWARDS (1973), MARTINSON (1976), ESKES et al. (1977).

Chez un même clone, suivant la nature du pollen utilisé, nous montrons que le nombre moyen de fèves varie et que l'on peut modifier les histogrammes et la fertilité apparente (expériences décrites en 5-5-1).

5-1-3 Relations avec le phénomène « fèves plates ».

Les « fèves plates » sont des fèves anormales, souvent réduites à leurs enveloppes, mais montrant parfois un embryon de petite taille, viable ou non. Leur faible fréquence (taux de 0,03 d'après LANAUD, 1987, a) font qu'elles ont souvent été négligées et peu étudiées.

LANAUD (1987, b), cultivant des embryons issus de « fèves plates », étudie par électrophorèse les plantules obtenues et conclut que la

majorité provient d'autofécondations, le reste étant hybride. Les "fèves plates" n'ont donc pas pour origine un phénomène de parthénogénèse, comme cela était cru auparavant. Il faut cependant préciser que les taux d'autofécondation observés chez les plantules issues de "fèves plates" sont les mêmes que ceux observés chez les plantules issues des fèves normales provenant du même clone et de la même parcelle (LANAUD et al., 1987).

Dans l'état actuel des connaissances il est admis que les "fèves plates" proviennent d'une fécondation qui, dans le cas où ces "fèves plates" donnent naissance à une plantule, se révèle être, dans une proportion importante, une fécondation croisée (SOUNIGO, comm. pers.). Il s'agirait donc d'ovules fécondés ayant mal évolué, comme le pensait MARTINSON (1976).

Les taux de "fèves plates" varient avec l'origine génétique : DUBLIN (1973) cite des pourcentages de 0,87 chez les Amelonado, 1,54 chez les Trinitario, 2,44 chez les Haut-amazoniens et 2,41 chez les hybrides de Haut-amazoniens, valeurs qui sont très proches des nôtres (Tableau 17A).

La différence, *a priori* faible, entre Amelonado et hybrides est néanmoins sensible et des planteurs se sont plaints à nous du fort taux de "fèves plates" chez les hybrides distribués en Côte d'Ivoire.

Si l'on étudie, à partir des données du Tableau 17A, la relation entre la fertilité apparente et le taux de "fèves plates", on met en évidence une régression linéaire hautement significative entre ces deux paramètres ($r = - 0,812$, pour un seuil de signification à 1 % de 0,549) avec un r^2 de 0,66. Il pourrait donc s'agir de phénomènes d'origine identique ou proche. Une explication biologique pourrait être la suivante : les avortements précoces d'ovules aboutissent à une absence de graine tandis que les avortements tardifs provoquent des « fèves plates ».

5-1-4 Synthèse.

Le phénomène du "mauvais remplissage des cabosses" ne concerne que certaines génotypes, dans certaines conditions.

Tandis que certains clones y semblent insensibles, comme l'Amelonado IFC 5, d'autres, à l'exemple du Haut-amazonien UPA 409, sont très sensibles et montrent des variations considérables de leur nombre moyen de fèves par cabosse dans le temps et l'espace.

Le phénomène se produit aussi bien en pollinisation artificielle manuelle avec du pollen choisi compatible, qu'en pollinisation naturelle, excluant donc une responsabilité de la pollinisation.

Les variations saisonnières décrites par EDWARDS (1973) chez divers Haut-amazoniens et en particulier T85/799, pollinisés manuellement toute l'année avec le même pollen (K5), et par TOXOPEUS et JACOB (1969), suggèrent une grande importance des facteurs nutritionnels dans le phénomène.

En effet, chez les clones sensibles, l'abaissement du nombre moyen de fèves par cabosse va de pair, tout au moins en Afrique occidentale, avec le déroulement de la récolte principale, qui coïncide avec l'aggravation du déficit hydrique dû à la grande saison sèche.

Des observations empiriques faites à Divo montrent que le phénomène s'accroît avec le vieillissement des arbres sensibles de façon très nette : les ouvriers, effectuant le cassage des cabosses dans la parcelle C11 (champ semencier biclonal dont le clone femelle est UPA 409), se plaignent régulièrement d'un mauvais remplissage chez ce clone qui n'existait pas au début de l'exploitation de la parcelle.

De telles observations sont confirmées par LOCKWOOD et EDWARDS (1980) au Ghana et suggèrent une relation du phénomène avec les concurrences entre arbres et l'épuisement du sol en certains éléments.

Le phénomène est très bien corrélé avec le taux de "fèves plates"

Le nombre de graines par cabosse serait un caractère très héritable (GLENDINNING, 1963), et, d'après ENGELS (1985), l'un des caractères les moins influencés par le milieu. Cet auteur, travaillant au Costa Rica, utilisait pourtant deux clones Haut-amazoniens, dont SCA 6. Cependant, ses conclusions, établies pour deux localités assez voisines, montrent un « effet environnement » important et significatif, avec SCA 6 variant de 30,6 à 36,1 graines par cabosse.

5-2 LE NOMBRE D'OVULES PAR OVAIRE.

Le nombre d'ovules par ovaire est généralement considéré comme très constant chez un même clone (MARTINSON, 1976), et 3 à 5 ovaires suffisants pour son estimation (POUND, 1932, a ; ENRIQUEZ et SORIA, 1968). Cependant, certains travaux font état de variations significatives, suivant les conditions de nutrition (JADIN et PAULIN, 1987), la position sur l'arbre (POUND, 1934, a) ou la saison (LANAUD, 1987, c). Il était donc nécessaire d'étudier les facteurs de variation du nombre d'ovules par ovaire.

5-2-1 Les variations du nombre d'ovule par ovaire.

A-Suivant l'environnement de l'arbre.

Nous avons étudié ces variations sur deux clones Haut-amazoniens, UPA 405 et UPA 608, dans deux situations radicalement différentes, sous ombrage et en plein soleil. En conditions ombragées, la vigueur est plus faible, mais l'ensemble des besoins (eau, éléments minéraux) est moindre.

Les résultats analysés sont présentés dans le Tableau 18 ci-dessous. On y remarque que les deux clones présentent significativement plus d'ovules par ovaire sous ombrage (4 à 6 % d'accroissement).

L'"effet méthode" est également hautement significatif et a justifié l'abandon de la technique d'écrasement des ovaires.

CLONE	SITUATION				METHODE			
	ombre	soleil	F	S	dissec.	écras.	F	S
UPA 608	49,05	47,16	21,9	HS	48,95	47,26	17,5	HS
UPA 405	52,45	49,31	51,5	HS	51,78	49,98	17,0	HS

Tableau 18 : Nombres moyens d'ovules par ovaire, dans deux situations (ombre et plein soleil), et suivant deux méthodes (dissection et écrasement), pour 30 fleurs par cas.

Les exemples du Tableau 19, sur trois clones très différents (un Haut-amazonien, un Trinitario, un Bas-amazonien) permettent de mettre en évidence des variations suivant la parcelle, la saison ou leurs combinaisons. L'action combinée saison-parcelle joue un rôle important puisque, chez le clone IFC 5 par exemple, des différences significatives sont observées pour diverses combinaisons :

	<u>combinaison saison-parcelle</u>	m
1)	1/88 - D11/2	45,56 (b)
2)	2/88 - G8	46,20 (a)
3)	6/88 - A18/2	43,95 (c)

Toutes ces valeurs sont significativement différentes.

clone	parcelle	date	m	σ	intervalle de confiance de m à 95%	S
SCA 6	G8	1/88	55,35	4,45	54,48 - 56,22	S
	G8	3/88	50,40	2,90	49,83 - 50,97	
	A21	3/88	48,55	3,55	47,85 - 49,25	
UF 667	Ei5	2/88	45,00	3,96	44,22 - 45,77	S
	G8	2/88	43,05	3,68	42,32 - 43,77	
IFC 5	A18/2	6/88	43,95	3,78	43,21 - 44,69	NS
	D13/4	6/88	45,35	3,60	44,55 - 46,15	

Tableau 19 : Variations, suivant la parcelle et la saison, du nombre moyen d'ovules par ovaire (m) pour 3 clones, à raison de 100 fleurs par cas.

B-Suivant la position de la fleur sur l'arbre.

Nous avons étudié, chez le clone SCA 6, le nombre moyen d'ovules par ovaire des fleurs du tronc (diamètre environ 15 cm) et des branches hautes (diamètre inférieur à 3 cm), à raison de 100 fleurs dans chaque cas.

Les résultats sont les suivants :

	<u>Moyenne</u>	<u>Ecart-type</u>	<u>Intervalle de confiance à 95 %</u>
TRONC	48,55	3,55	47,85 - 49,25
BRANCHES	47,05	3,62	46,33 - 47,77

La valeur du "t" observée est de 2,96, ce qui est hautement significatif. La différence est toutefois faible (1,5 ovule, soit 3 %).

C-Valeur des génotypes.

Les différences significatives observées sur des clones montrent que le nombre moyen d'ovules par ovaire est variable suivant le milieu, mais faiblement.

Nous avons donc considéré comme estimation du nombre moyen d'ovules par ovaire pour un clone donné dans une parcelle donnée, la valeur moyenne maximale observée pour cette combinaison.

Ces valeurs sont présentées dans le Tableau 20.

CLONE	PARCELLE	\bar{o}	σ	Intervalle de confiance à 95 %
NA 32	D11/2	59,35	3,53	58,66 - 60,04
SCA 6	G8	55,35	4,45	54,48 - 56,22
UPA 402	D11/2	52,70	3,85	51,94 - 53,45
	Ei3	54,20	4,30	53,36 - 55,04
UPA 409	Ci1	63,15	3,80	62,40 - 63,89
	Ei4	61,95	3,88	61,19 - 62,71
UPA 413	D13/4	54,15	5,17	53,14 - 55,16
	D11/2	54,95	4,35	54,10 - 55,80
T16/613	D13/4	51,80	3,66	51,08 - 52,51
IFC 5	D11/2	44,56	2,12	43,97 - 45,14
	D13/4	45,35	3,60	44,55 - 46,15
	G8	46,20	3,83	45,45 - 46,95
	A18/2	43,95	3,78	43,21 - 44,69
UF 667	G8	43,05	3,68	42,32 - 43,77
	Ei5	45,00	3,96	44,22 - 45,77
ICS 95	D11/2	44,55	4,15	43,74 - 45,36

Tableau 20: Nombres moyens d'ovules par ovaire
(\bar{o}) retenus pour les clones étudiés (par parcelle).

Nos valeurs sont parfois différentes des estimations antérieures obtenues par écrasement :

- NA 32 : 52,77 (MOSSU, 1980)
- T16/613 : 50,41 (MOSSU, 1980)
- UF 667 : 42,00 (DE REFFYE et al., 1981)
- IFC 5 : 44,58 (DE REFFYE et al., 1981)
- SCA 6 : 43,73 - 47,75 (SUBALI et ABDULLAH, 1984).
: 54,4 - 55,2 (LOPEZ et al., 1988)

Pour chacune des populations étudiées, le nombre moyen d'ovules par ovaire est une caractéristique relativement discriminante :

- 40 à 45 chez les Trinitario,
- 45 chez les Amelonado,
- 50 à 65 chez les Haut-amazoniens.

5-2-2 Relation entre le nombre moyen d'ovules par ovaire et le nombre moyen de graines par cabosse.

L'analyse des données du Tableau 21 (cf le Tableau 17A des chiffres bruts), sur 9 clones correspondant à 21 couples de données, révèle l'existence d'une régression linéaire hautement significative ($r = -0,585$, pour un seuil à 1 % de 0,549).

Le coefficient étant négatif, cela signifie que les deux paramètres \bar{n}

et \bar{o} varient inversement. Cette constatation paradoxale traduit cependant bien la réalité dans nos conditions, et apparemment dans toute l'Afrique de l'ouest, car déjà observée par ARE et ATANDA (1972), EDWARDS (1972) et LOCKWOOD et EDWARDS (1980).

Notre échantillon comprend donc deux groupes de clones, l'un à faible nombre d'ovules et fertilité apparente élevée (Amelonado et Trinitario), l'autre à nombre d'ovules élevé mais très sensible au mauvais remplissage des cabosses (Haut-amazoniens).

On note donc une opposition entre le matériel depuis longtemps domestiqué (Amelonado et Trinitario) et les Haut-amazoniens encore sauvages (G0) ou presque (G1 et G2).

Si l'on étudie les régressions linéaires à l'intérieur des deux groupes, on met en évidence ces comportements différents :

- groupe I (Amelonado et Trinitario) : $r = 0,704$, tendance non significative, (seuil à 5 % : 0,754)

- groupe II (Haut-amazoniens) : $r = - 0,574$, significatif (seuil à 5 % : 0,532)

La Figure 6, p 69, illustre cette dualité.

5-2-3 Conclusion.

Le nombre moyen d'ovules par ovaire, caractéristique génotypique, montre des variations significatives suivant l'état physiologique des arbres, la position des fleurs sur l'arbre, la saison, la parcelle et leurs interactions.

Ces variations sont toutefois généralement faibles, mais peuvent dans certains cas atteindre 5 à 7 ovules par ovaire, ce qui confirme les résultats de LOPEZ et al. (1988).

Néanmoins, l'écart-type des comptages est toujours de l'ordre de 2 à 5 et ne peut expliquer la totalité de la variation du nombre de fèves par cabosse, dans tous les cas. Le Tableau 22A compare les écart-types et coefficients de variation du nombre d'ovules par ovaire et du nombre de fèves par cabosse : chez IFC 5, les valeurs sont voisines, ainsi que chez les deux autres clones autocompatibles (T16/613 et ICS 95), tandis que chez UPA 409 et les autres clones auto-incompatibles, le rapport des écart-types varie de 1,7 à 3,5 environ et celui des coefficients de variation de 2,7 à 8.

Il ne s'agit cependant pas d'un problème de compatibilité du pollen, puisque les mêmes écart-types sont observés en pollinisation manuelle avec du pollen compatible, comme nous le verrons par la suite (Tableau 31, p 84).

Chez les clones Haut-amazoniens étudiés, le nombre moyen de fèves

normales par cabosse est corrélé négativement avec le nombre moyen d'ovules par ovaire. Ce n'est pas le cas chez les Trinitario et Amelonado. SUBALI et ABDULLAH (1984) n'ont pas non plus trouvé de corrélation entre ces deux paramètres, sur 6 clones étudiés.

CLONES	\bar{n} (fèves)	\bar{o} (ovules)	Fertilité apparente
<u>GROUPE I</u>			
IFC 5	40,27	44,56	0,90
	41,35	45,35	0,91
	41,83	46,20	0,91
	39,74	43,90	0,91
UF 667	35,21	43,05	0,82
	36,49	45,00	0,81
ICS 95	38,27	44,55	0,86
<u>GROUPE II</u>			
NA 32	38,58	59,35	0,65
SCA 6	38,30	55,35	0,69
UPA 402	32,33	52,70	0,61
	34,31	54,20	0,63
	30,51	54,20	0,56
UPA 409	31,11	63,15	0,49
	35,78	63,15	0,57
	27,62	63,15	0,44
	26,34	63,15	0,42
	27,78	63,15	0,44
	37,57	61,95	0,61
UPA 413	39,65	54,15	0,73
	40,04	54,95	0,73
T16/613	45,53	51,80	0,88

Tableau 21 : Nombres moyens de fèves par cabosse, d'ovules par ovaire et fertilité apparente pour les 9 clones étudiés.

Groupe I = Trinitario et Amelonado, groupe II = Haut-amazoniens.
(chiffres bruts et détails dans le Tableau 17A).

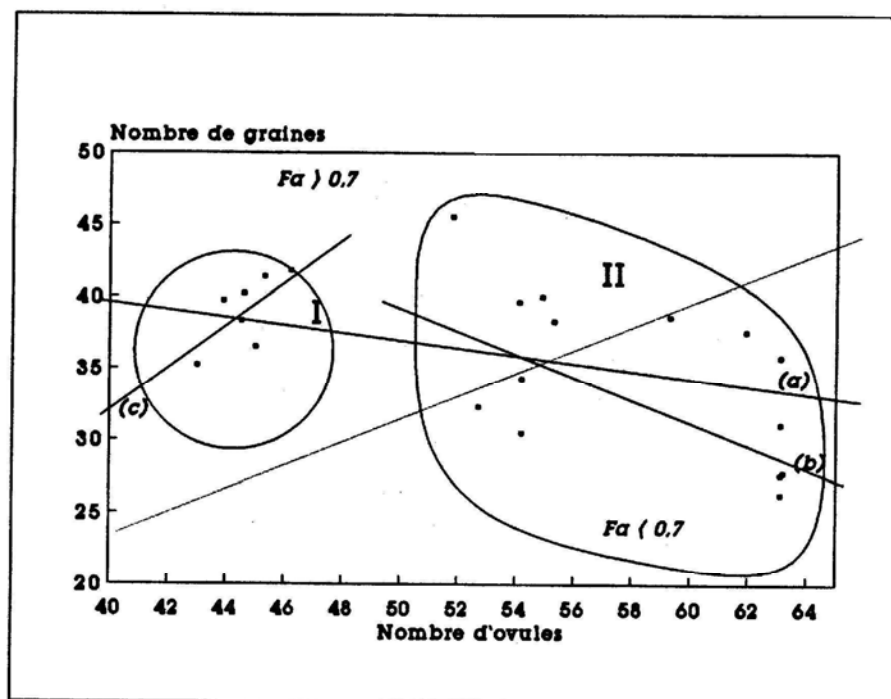


FIGURE 6 : Relation entre les nombres moyens d'ovules par ovaire et de graines par cabosse.

- **Fa** = fertilité apparente,
- **a** = régression globale,
- **b** et **c** = régressions pour les groupes I et II (voir texte).
- = Droite **Fa** = 0,7.

5-3 LA POLLINISATION.

Le fait que le mauvais remplissage des cabosses observé en pollinisation naturelle se produise également en pollinisation artificielle manuelle et que, suivant l'origine génétique du pollen utilisé on puisse modifier le nombre moyen de fèves par cabosse, suffit à montrer que la pollinisation, au sens propre, ne saurait être impliquée. Nous allons cependant rapporter d'autres expériences le confirmant.

5-3-1 Introduction.

En matière de pollinisation du cacaoyer, on constate l'existence de deux écoles :

- l'une qui considère qu'un amas d'au moins 30 grains de pollen est nécessaire pour assurer une nouaison et qui néglige les cas de pollinisation par grains peu nombreux et épars :

WELLENSIEK (1932), POSNETTE (1944), HERNANDEZ (1965), EDWARDS (1973), AREVALO et SORIA (1975), KAUFMANN (1975), WINDER (1978) etc...

- l'autre qui considère, ne serait-ce qu'implicitement, que quelques grains épars peuvent provoquer une nouaison (BILLES, 1941, MUNTZING, 1947), le mauvais remplissage des cabosses s'expliquant par ces cas de faible pollinisation. Pour DE REFFYE et al. (1978), LUCAS (1981, a), MOSSU et al. (1981), qui admettent a priori une relation entre le mauvais remplissage des cabosses et la pollinisation par grains épars, la connaissance précise des courbes de dépôt de pollen est fondamentale pour expliquer la production en nombre de cabosses et la charge des cabosses en graines.

La relation entre le nombre de grains de pollen et le nombre de fèves n'ayant jamais été démontrée, nous avons voulu déterminer la partie utile des histogrammes et courbes de pollinisation présentés par PARVAIS et al. (1977) et DE REFFYE et al. (1978) (cf Figure 7, p 73).

Si seuls les gros amas de pollen permettent la nouaison et la tenue des chérelles, il est évident que la pollinisation par grains épars ne saurait expliquer le mauvais remplissage des cabosses.

5-3-2 Durée de vie des fleurs en fonction des conditions de pollinisation.

En l'absence de fécondation, la fleur de cacaoyer tombe le lendemain de son ouverture (WOOD et LASS, 1985). Certains auteurs attribuent cette chute à l'absence de pollinisation (VAN DER KNAAP, 1955 ; BOUHARMONT, 1960 ; BOYER, 1970).

On sait que la durée de vie des fleurs varie avec la saison : elle est courte en saison sèche, mais peut atteindre 3 jours en saison

pluvieuse (POUND, 1932, b).

Dans certains cas, des pollinisations incompatibles permettent une croissance initiale du pistil et le maintien de la fleur jusqu'à environ 14 jours (VOELCKER, 1937). Même dans les cas de fécondations compatibles, issues de pollinisations manuelles (donc apportant une quantité excessive de grains de pollen), un taux de chute relativement important est néanmoins noté (de 8,1 à 17,5 % selon MOSSU, 1980).

Nos expériences ont été menées sur 3 clones :

- IFC 5, Forastero Bas-amazonien Amelonado, autocompatible et compatible "universel",

- UPA 603 et A1-214-9, Forastero Haut-amazoniens auto-incompatibles,

dans 3 parcelles et à différentes périodes de l'année.

Les fleurs susceptibles de s'ouvrir le lendemain étaient identifiées dans l'après-midi et repérées individuellement par une épingle. Le lendemain matin, les fleurs ouvertes étaient dénombrées et les épingles des fleurs non ouvertes enlevées.

Les comptages avaient ensuite lieu chaque matin jusqu'au sixième jour en général. Pendant les trois premiers jours, des échantillons de fleurs étaient prélevés au hasard sur les arbres étudiés pour déterminer leur niveau de pollinisation.

Le descriptif des expériences est présenté dans le Tableau 23 suivant :

Clone	Dates	Parcelle	Nombres de fleurs étudiées pour:	
			la durée de vie	la pollinisation
UPA 603	déc.87	A21	65	100
	déc.87	Ei5	361	100
IFC 5	mars 88	D13/4	586	150
A1-214-9	mars 88	D13/4	534	150
IFC 5	mai 88	D13/4	528	179
A1-214-9	juin 88	D13/4	516	156
IFC 5	juin 88	D13/4	268	155
A1-214-9	juil.88	D13/4	616	152

Tableau 23 : Descriptif des expériences.

Précisons qu'en décembre 1987, en début de grande saison sèche, seul le clone UPA 603 présentait une certaine floraison. Par contre, de mars à juillet 1988, tous les clones fleurissaient en abondance.

La durée de vie des fleurs en pollinisation naturelle est présentée, pour quelques cas, en Figure 8.

On peut y remarquer une grande variabilité puisque, par exemple, les taux de survie à 1 jour sont compris entre 4 et 62,8 %.

Les autres résultats sont présentés dans le Tableau 24A : on y constate que les taux de fleurs survivantes à 6 jours, présentant des symptômes de nouaison et donc les seules susceptibles d'évoluer en cabosse, sont toujours nettement inférieurs (sauf pour le cas de A1-214-9 en juin 1988) aux taux de fleurs pollinisées par des amas de grains de pollen et *a fortiori* aux taux de fleurs pollinisées.

Un très grand nombre de fleurs pollinisées chute donc avant 6 jours, y compris de fleurs pollinisées par de gros amas de pollen et y compris chez le clone autocompatible en période de physiologie favorable (saison des pluies, de mai à juillet).

Le cas du clone A1-214-9 en juin 1988 ne constitue pas un contre-exemple puisque le suivi des fleurs survivantes après 6 jours (et dans ce cas particulier, bloquées aux premiers stades de la nouaison) permet de constater que les chutes se poursuivent et qu'à 16 jours le taux de survie n'est plus que de 9,4 %, donc inférieur au taux d'amas de grains de pollen (10,2 %). Il pourrait donc s'agir du retard à la chute observé sur clones auto-incompatibles par VOELCKER (1937).

On remarque également que, si les taux de fleurs pollinisées par des grains épars semblent relativement constants, il n'en va pas de même des taux de fleurs pollinisées par de gros amas.

Ces taux sont très faibles en mars (fin de la grande saison sèche) et forts en mai et juin (saison des pluies). Cela s'accorde parfaitement avec les constatations faites au Ghana et rapportées par ENTWISTLE (1972), ainsi qu'avec les résultats de SOETARDI (1950), DE LA CRUZ et SORIA (1973) et YOUNG (1983).

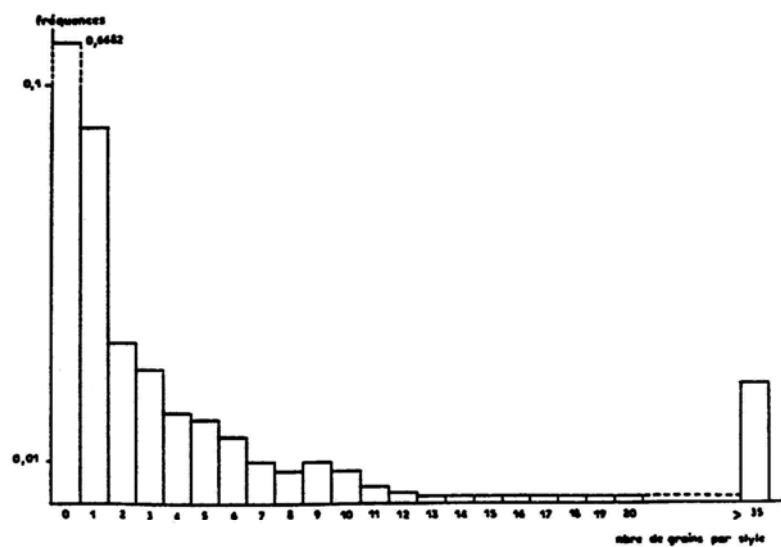


FIGURE 7 : Histogramme du nombre de grains de pollen par style (d'après DE REFFYE et al., 1978)

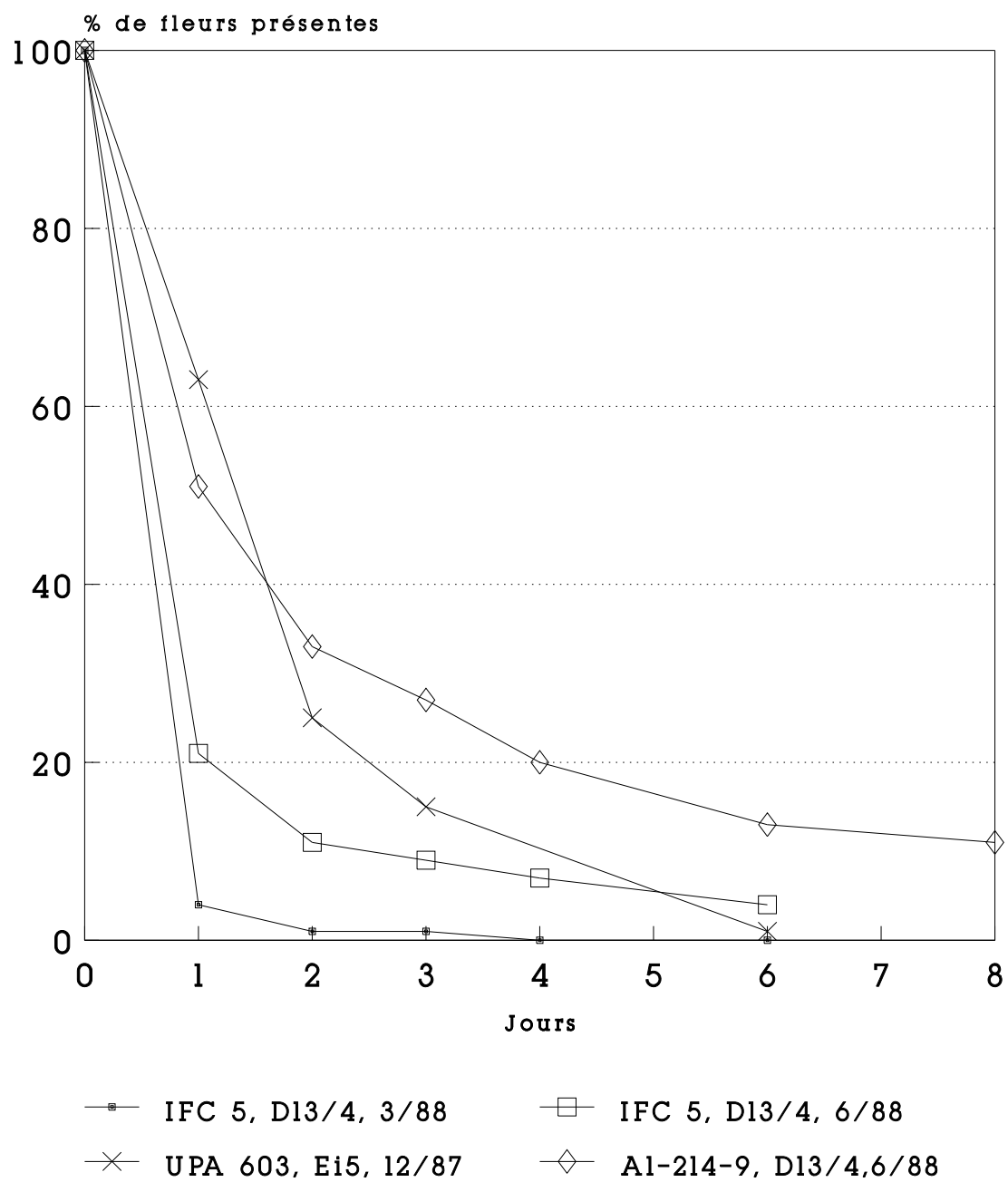


FIGURE 8 : Durée de vie des fleurs pour 3 clones.

Si l'on étudie les régressions linéaires entre les 3 variables du Tableau 24A, on obtient les résultats suivants :

- le taux de fleurs pollinisées par des amas de grains de pollen est significativement corrélé avec le taux de survie à 6 jours ($r = 0,79$ pour un seuil de signification à 5 % de 0,70).

- le taux de fleurs pollinisées (amas + grains épars) est significativement corrélé avec le taux de survie à 6 jours ($r = 0,80$). Cette valeur de r , identique à la précédente, laisse à penser que seuls les amas de grains de pollen permettent la nouaison.

- le taux de fleurs pollinisées par des grains épars n'est pas corrélé avec le taux de survie à 6 jours ($r = 0,59$).

- les taux de fleurs pollinisées par des grains épars et par des amas ne sont pas corrélés ($r = 0,49$) ; il pourrait donc s'agir de phénomènes d'origine différente.

Ainsi, de 55 à 100 % des fleurs pollinisées par au moins 1 grain de pollen sont tombées dans un délai de 6 jours. L'expérience suivante va confirmer ces résultats et préciser les taux de chute des fleurs suivant leur charge en pollen.

5-3-3 La charge en pollen des fleurs tombées.

La charge en pollen des fleurs tombées n'a jamais été étudiée en condition de pollinisation naturelle.

Nous avons d'abord étudié les fleurs tombées au sol, recueillies sur les tapis utilisés pour l'évaluation de la floraison. Les résultats se sont révélés aberrants : les fleurs tombées étaient plus et mieux pollinisées que les fleurs épanouies sur l'arbre, quel que soit leur âge. Deux causes pouvaient être avancées :

- soit la chute au sol provoquait un dépôt de pollen,
- soit les fleurs étaient pollinisées au sol.

Pour vérifier la première hypothèse, nous avons effectué une expérience de chute provoquée : sur un échantillon de 200 fleurs ouvertes prises au hasard, la moitié a été analysée immédiatement et l'autre moitié après des chutes provoquées de hauteurs variées (de 0,5 à 2,5 m).

Les résultats montrent qu'effectivement la chute au sol provoque un dépôt de pollen important (Tableau 25A).

La parade a consisté à ne prendre que des fleurs déjà détachées de l'arbre, mais non tombées (retenues par d'autres fleurs dans les coussinets floraux), ou sur le point de se détacher et tombant au moindre frôlement. Ces fleurs sont généralement plus jeunes que celles tombées au sol : leur état montre qu'elles n'ont pas plus de 3 ou 4 jours.

Lors des 4 dernières expériences décrites précédemment (Tableau 23, p 71) nous avons étudié la pollinisation des fleurs détachées, parallèlement à la durée de vie des fleurs et à la pollinisation des fleurs ouvertes. Le descriptif de ces 4 expériences est donné dans le Tableau 26A.

D'après les résultats bruts (Tableau 27), on remarque que, même chez le clone autocompatible IFC 5, les fleurs détachées présentent une pollinisation par gros amas de grains de pollen (de 1,77 à 3,24 %). Cela confirme donc les résultats exposés en 5-3-2.

CLONE (date)	Observation	classes			Taux de chute	
		0	1-39	≥40	à 3 jours	à 6 jours
IFC 5 (5/88)	A	78,77	10,05	11,17	0,905	0,948
	B	86,39	11,83	1,77		
A1-214-9 (6/88)	A	70,51	19,23	10,25	0,726	0,866
	B	80,51	16,23	3,24		
IFC 5 (6/88)	A	78,06	14,19	7,74	0,906	0,955
	B	81,74	16,66	1,58		
A1-214-9 (7/88)	A	76,97	17,10	5,92	0,948	0,987
	B	81,45	15,89	2,64		

Tableau 27 : Taux de fleurs pollinisées pour les 3 classes de pollinisation (0, 1 à 39 et ≥40 grains de pollen) et taux de chute globale à 3 et 6 jours.

A = fleurs ouvertes sur l'arbre,

B = fleurs détachées de l'arbre.

A partir des données de ce tableau, on peut, pour chacune des classes, calculer la probabilité de chute des fleurs avant 3 jours, par la formule suivante :

$$P_{c(3j)} = \frac{\text{taux B}}{\text{taux A}} \times \text{taux de chute global à 3 jours}$$

Les probabilités calculées sont présentées dans le Tableau 28.

Clones	Classes		
	0	1-39	≥40
IFC 5	0,99	1,06	0,14
A1-214-9	0,83	0,61	0,23
IFC 5	0,95	1,06	0,18
A1-214-9	1,00	0,88	0,42

Tableau 28 : Probabilités calculées de chute des fleurs à trois jours pour les trois classes de pollinisation.

- clone IFC 5 : en mai et juin 1988,
- clone A1-214-9 : en juin et juillet 1988.

On y constate que chez le clone autocompatible IFC 5, toutes les fleurs non pollinisées ou pollinisées par des grains épars tombent avant 3 jours (probabilité de chute de l'ordre de 1).

Chez le clone auto-incompatible A1-214-9, présenté à titre comparatif, la valeur relativement faible de la probabilité de chute des fleurs pollinisées par des grains épars confirme le retard à la chute de 2 à 3 jours environ observé chez ce clone. (Figure 8, p 74).

Néanmoins, pour déterminer si, dans ce cas précis, des chérelles issues de fleurs peu pollinisées avaient pu se développer, nous avons disséqué toutes les chérelles flétries avant 90 jours, c'est-à-dire avant le développement rapide des embryons, et utilisables (ni pourries, ni secondairement attaquées par des insectes). Sur 21 chérelles, 17 comportaient plus de 40 ovules fécondés et 4 en avaient entre 33 et 37. Compte tenu de la fertilité ovulaire des Haut-amazoniens comprise entre 0,8 et 0,9 selon MOSSU (1980), du taux de germination et de la fertilité du pollen (inconnus, mais inférieurs à 1), ces 4 chérelles provenaient d'une pollinisation par amas.

5-3-4 Conclusion.

Les études, dans diverses situations recouvrant toute la variabilité saisonnière en Afrique de l'ouest, de la durée de survie des fleurs en fonction des conditions de pollinisation, et de la pollinisation des fleurs détachées de l'arbre, permettent de montrer que :

- même en conditions idéales (clone parfaitement autocompatible et intercompatible en période favorable), les fleurs pollinisées par de gros amas de grains de pollen chutent en abondance (de l'ordre de

50 % à 6 jours). Le clone IFC 5 est pourtant un producteur exceptionnel (IRCC, 1983). Cette constatation montre que la pollinisation ne saurait être un facteur limitant de la production du cacaoyer en Côte d'Ivoire.

- seuls les gros amas de grains de pollen déposés sur les styles et les stigmates des fleurs sont utiles pour la production de fruits. Les grains épars, qui sont certainement le résultat de l'action d'insectes différents, voire dans une large mesure des artefacts, ne jouent aucun rôle dans la survie des fleurs à 6 jours.

Le phénomène connu sous l'appellation de "mauvais remplissage des cabosses " ne peut donc être provoqué par une pollinisation insuffisante, puisque toute cabosse provient d'une pollinisation par amas. On sait que ces amas comportent de 40 à plusieurs centaines de grains de pollen (HERNANDEZ, 1965 ; SORIA, 1970).

L'étude du nombre de graines dans les cabosses ne peut donc permettre de connaître les conditions de pollinisation qui prévalaient à la floraison : la relation entre courbe de pollinisation et histogramme du nombre de fèves par cabosse, parfois posée comme un postulat, n'a jamais été mise en évidence.

- les seuls insectes assurant une pollinisation utile sont donc ceux capables de transporter et de déposer régulièrement de gros amas de pollen, c'est-à-dire les moucheron du genre *Forcipomyia* (famille des Ceratopogonidae, Diptères). Parmi les autres insectes occasionnellement tenus pour responsables de nouaisons, seuls les thrips et cécidomyies ont été observés porteurs d'amas de grains de pollen (DE REFFYE et al., 1980). Toutefois, aujourd'hui, leur rôle est considéré secondaire par WOOD et LASS (1985).

Nos résultats confirment donc ceux de POSNETTE (1944) qui, à Trinidad, a étudié la pollinisation effective par une méthode originale, le comptage des grains de pollen sur les styles des très jeunes fruits (jusqu'à 2 cm de longueur). Il montre que 75 % des nouaisons présentent des amas de pollen, et 25 % des grains épars, tous dus aux *Forcipomyia*.

L'ensemble de nos observations permet de proposer le schéma de la Figure 9 pour illustrer le comportement de la fleur entre 0 et 15 jours.

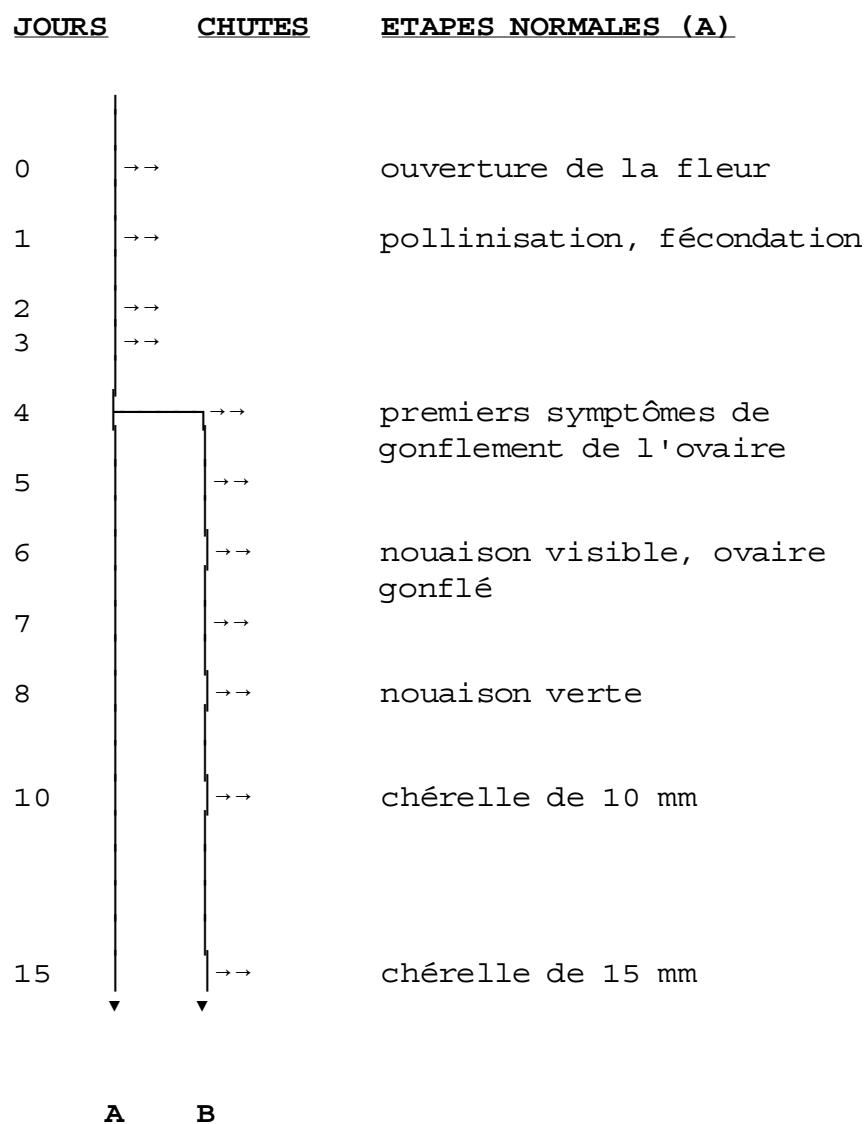


FIGURE 9 : Evolution de la fleur entre 0 et 15 jours.

A : Développement normal.

B : chute tardive après un développement bloqué sans nouaison nette (cas du clone A1-214-9).

→→ : Chute des fleurs.

5-4 LA GERMINATION DU POLLEN.

Nous avons vu précédemment que le nombre de grains de pollen déposés sur les stigmates est toujours suffisant chez les fleurs qui nouent et évoluent en fruit. L'étape suivante consiste à étudier la germination comparée des grains de pollen. On sait en effet que, dans le système d'incompatibilité du cacaoyer, quel que soit le type du croisement (compatible ou incompatible), la germination du pollen et le développement des tubes polliniques ont lieu de façon identique (KNIGHT et ROGERS, 1955 ; COPE, 1959 BOUHARMONT, 1960).

Nous avons donc étudié le pouvoir germinatif des pollens des deux catégories de clones (sensibles ou non au mauvais remplissage des cabosses) afin de déceler d'éventuelles différences qui pourraient, surtout dans les cas d'autopollinisation des clones sensibles, expliquer leur mauvais comportement.

Nous avons en effet montré (LANAUD et al., 1987, LACHENAUD et SOUNIGO, 1991) que les autofécondations naturelles chez les clones classés auto-incompatibles pouvaient être très fréquentes (jusqu'à 100 %) et assurer une production abondante. Sur clones autocompatibles, l'autofécondation concerne généralement plus de 50 % des graines (VAN DER KNAAP, 1955 ; POSNETTE, 1950 ; VELLO, 1969).

5-4-1 Comparaison des taux de germination.

Sur le milieu standard défini précédemment et durant une période de six mois incluant les principales variations climatiques saisonnières connues à Divo, nous avons étudié les taux de germination des pollens des clones "sensibles" SCA 6 et UPA 409 et "insensible" IFC 1. Dans chaque cas, 5 fleurs étaient prises au hasard et une étamine était prélevée par fleur.

Les résultats sont présentés dans le Tableau 29A et appellent les remarques suivantes :

- En janvier et février 1988, par une sécheresse exceptionnellement sévère, l'observation de milliers de grains n'a révélé que quelques très rares débuts de germination, quel que soit le milieu. Ces grains de pollen qui ne germaient pas étaient cependant présumés viables à 75 % chez le clone SCA 6, par exemple, d'après la technique de HESLOP-HARRISON. Le pollen de ce clone a également permis des nouaisons en pollinisation manuelle sur le clone IFC 413, mais à un taux très faible (17,6 % à 3 jours, alors qu'un taux normal aurait été supérieur à 70 %).

On doit donc en déduire qu'en période de déficit hydrique prononcé, les grains de pollen, de constitution normale, germent peu sur les stigmates et pas dans notre milieu de culture, très certainement par déficience physiologique. HUTCHEON (1981) rapporte qu'au Ghana, en période de Harmattan (vent hivernal sec d'origine saharienne) une très forte proportion de fleurs porte du pollen non viable, "d'après sa structure cytologique".

- en mars 1988, après la reprise des pluies, tous les pollens germent et les taux sont globalement de 74,7 % pour SCA 6, 73,5 % pour IFC 1 et 55,9 % pour UPA 409. En juin 1988, ces taux sont respectivement de 97,4 %, 65,7 % et 88,0 %.

- il est évident que, en raison de l'"effet population" évoqué au chapitre "Méthodes", ces taux sont inférieurs à la réalité et assez difficilement comparables. SCA 6, qui fleurit toute l'année, présente des taux de germination très élevés en mars et juin. IFC 1 qui, comme tous les Amelonado, fleurit moins et de façon plus saisonnière, présente également des taux toujours élevés. UPA 409 montre un taux élevé en juin et plus faible en mars.

La floraison de mars, pour tous les cacaoyers de la station de DIVO (Figure 2, p 22), constitue généralement ce que HUTCHEON (1981) appelle une "crazy flowering", réponse immédiate à la levée d'un "stress", hydrique en l'occurrence, et n'est pratiquement jamais suivie de nouaisons. Par contre, les floraisons d'avril à juillet constituent la floraison principale, simultanée à la grande saison des pluies, à l'origine de la récolte principale.

Quoiqu'il en soit, les capacités germinatives des pollens n'ont que peu de chances d'être impliquées dans le plus ou moins bon remplissage des cabosses : comme on le verra au point 5-5-1, en pollinisation manuelle, le même pollen IFC 5 (issu des mêmes arbres et en même temps) provoque, suivant les clones femelles, soit une amélioration nette, soit un maintien de la fertilité apparente (sur respectivement UPA 413 et UPA 402). De même, le pollen d'UF 667 provoque tantôt une baisse de ce critère (sur SCA 6), tantôt son maintien (sur IFC 5). Il semble donc clair que le pollen n'est pas en cause dans ces cas précis, mais que cela pourrait être le cas des récepteurs femelles, styles et stigmates.

5-4-2 Etude des styles et stigmates.

L'étude de la germination du pollen *in situ* s'est rapidement révélée impossible car les amas de grains de pollen germés forment un enchevêtrement inextricable.

Le bore étant connu pour son rôle fondamental dans la germination du pollen (CHAMPAGNAT *et al.*, 1969 ; CAMEFORT et BOUE, 1980), nous avons voulu comparer les teneurs en bore des styles et stigmates chez deux clones au comportement très différent vis-à-vis du mauvais remplissage des cabosses.

Le dosage direct du bore dans les styles et stigmates présentant de grandes difficultés (prélèvement de milliers de fleurs pour obtenir le minimum de 1 g de matière sèche requis pour l'analyse) nous avons procédé "par différence" : le bore a été dosé dans deux échantillons de 250 fleurs, au minimum :

- un témoin
- un lot dont toutes les parties terminales des styles avaient été enlevées.

Un calcul simple permet de déterminer la teneur en bore des parties enlevées (stigmates et parties supérieures des styles)

si **T** = teneur en bore des fleurs entières
T1 = teneur des stigmates
T2 = teneur des fleurs sans stigmates
P = poids de n fleurs entières
P2 = poids des n fleurs sans stigmates

alors :

$$T1 = \frac{PT - P2T2}{(P - P2)}$$

(les poids peuvent être exprimés en frais ou en matière sèche)

Les deux clones choisis ont été UPA 409 (sensible) et IFC 1 (témoin insensible), tous deux poussant dans la même parcelle. Les prélèvements de fleurs ont été effectués en avril, août et septembre, correspondant aux périodes de nouaison du début et de la fin de la récolte principale, et les analyses ont été réalisées au laboratoire d'analyses minérales des plantes du CIRAD à Montpellier. Il n'a cependant pas été possible d'obtenir suffisamment de fleurs d'IFC 1 dans la parcelle étudiée en août et septembre, les Amelonado âgés ayant des floraisons très peu étalées.

Les résultats sont présentés dans le Tableau 30A.

On y constate que les teneurs en bore des stigmates des deux clones sont voisines, et que UPA 409 présente une teneur stigmatique supérieure à celle du reste de la fleur, ce qui est normal (CAMEFORT et BOUE, 1980).

5-4-3 Conclusion.

L'étude de la germination des grains de pollen de divers clones sur milieu standard ne permet pas de mettre en évidence des différences constantes qui pourraient expliquer l'hétérogénéité du remplissage des cabosses chez certains clones.

Les clones sensibles (SCA 6 et UPA 409) montrent des taux plus élevés ou comparables à ceux du témoin Amelonado, pendant la période utile.

D'autres constatations, faites en pollinisation manuelle et exposées au point suivant (5-5-1), montrent que le pollen ne saurait être impliqué pour ses capacités germinatives.

Les teneurs en bore des stigmates du clone sensible UPA 409 ne sont pas inférieures à celles de l'Amelonado IFC 1 croissant dans la même parcelle.

5-5 L'ORIGINE GENETIQUE DU POLLEN.

En parallèle avec les observations en pollinisation naturelle décrites dans l'introduction du chapitre (§ 5-1-2), nous avons mené diverses expériences en pollinisation manuelle afin de mieux comprendre les relations possibles entre les phénomènes "mauvais remplissage des cabosses" et auto-incompatibilité.

5-5-1 Influence de divers pollens en pollinisation manuelle.

Les clones étudiés ont été SCA 6 et IFC 5 (parcelle G8), UPA 402 et UPA 413 (parcelle D11/2).

En G8, le pollen utilisé a été celui d'UF 667, qui avait déjà montré auparavant une certaine influence dépressive sur le nombre moyen de fèves par cabosse de SCA 6.

En D11/2, nous avons utilisé le pollen d'IFC 5 (autocompatible et intercompatible universel), et dans un cas un mélange équilibré de deux pollens, l'auto-pollen et le pollen d'IFC 5.

Les cabosses témoins étaient celles issues de pollinisations libres récoltées en même temps sur les mêmes arbres. Nous avons introduit un témoin "pollinisation manuelle" (IFC 5 X IFC 5, en D11/2), afin de montrer que notre technique assurait un remplissage correct des cabosses, et donc n'apportait pas de biais à l'expérience.

Les résultats sont présentés dans le Tableau 31 et les histogrammes des nombres de fèves par cabosse en Figure 10A. On peut faire les remarques suivantes :

- la pollinisation manuelle telle que nous l'effectuons est une technique efficace : le témoin "pollinisation manuelle" présente une différence positive significative pour sa moyenne du nombre de fèves par cabosse avec le même clone en pollinisation libre.

- on peut très fortement augmenter la fertilité apparente du clone UPA 413 avec du pollen choisi. L'apport de pollen IFC 5 permet un gain de 8,8 fèves par cabosse, et le mélange des pollens UPA 413 et IFC 5 (dans cet ordre) assure un supplément de 6,8 fèves. Le test de

Kolmogorov-Smirnov révèle que les 3 distributions, UPA 413 témoin, UPA 413 X IFC 5 et UPA 413 X (UPA 413 + IFC 5) sont significativement différentes.

- l'apport de pollen UF 667 sur le clone IFC 5 ne modifie pas significativement la fertilité apparente, qui baisse légèrement.

- l'apport de pollen UF 667 sur le clone SCA 6 modifie significativement l'histogramme du nombre de fèves par cabosse et diminue la moyenne de 5,1 fèves.

- l'apport de pollen IFC 5 sur le clone UPA 402 ne modifie pas significativement l'histogramme du nombre de fèves par cabos-se.

Clone	Pollen	Date	Parcelle	N	\bar{n}	σ	\bar{o}	F.A
UPA 413	IFC 5	1/88	D11/2	239	48,85	9,06	54,95	0,89
UPA 413	UPA 413 + IFC 5	1/88	D11/2	162	46,88	9,41	54,95	0,85
UPA 413	F.L	12/87	D11/2	200	40,04	9,38	54,95	0,73
UPA 402	IFC 5	12/87	D11/2	123	34,46	10,96	52,70	0,65
UPA 402	F.L	12/87	D11/2	108	32,33	11,79	52,70	0,61
IFC 5	IFC 5	12/87	D11/2	32	42,65	4,17	44,56	0,95
IFC 5	F.L	12/87	D11/2	200	40,27	4,88	44,56	0,90
IFC 5	UF 667	12/87	G8	71	41,38	4,05	46,20	0,89
IFC 5	F.L	12/87	G8	200	41,83	3,52	46,20	0,91
SCA 6	UF 667	12/87	G8	156	33,17	13,88	55,35	0,60
SCA 6	F.L	12/87	G8	200	38,30	12,35	55,35	0,69

Tableau 31: Comparaison des nombres moyens de graines par cabosse (\bar{n}) entre pollinisation libre et manuelle, pour 4 clones.

N = effectif de cabosses, σ = écart-type de n, \bar{o} = nombre moyen d'ovules par ovaire, F.A = fertilité apparente, F.L = fécondation libre (témoins).

On peut donc déduire de ces résultats que le génotype du pollen joue un rôle fondamental dans le remplissage des cabosses, et non simplement sa compatibilité telle qu'elle est définie habituellement en recherche cacaoyère.

Cela est net chez le clone IFC 5, pour lequel tout pollen est compatible, mais qui présente néanmoins significativement plus de graines avec son propre pollen qu'en pollinisation libre. (D11/2 en décembre 1987). C'est également le cas avec le clone SCA 6, pour lequel UF 667 est compatible, dans l'acception habituelle du terme, relative au taux de nouaisons réussies.

Cependant, dans certains cas, et en particulier chez les clones très sensibles au mauvais remplissage des cabosses, par exemple UPA 402, l'apport de pollen compatible universel ne modifie pas le phénomène, qui donc nécessite une autre explication.

Nous avons déjà montré, chez le clone UPA 620, fortement auto-incompatible, que différentes proportions d'allopollen compatible et d'autopollen n'avaient pas d'influence sur le nombre moyen de fèves par cabosse (LANAUD et al., 1987).

5-5-2 Influence de diverses compositions polliniques ambiantes.

Le dispositif et les résultats figurent au chapitre IV (§ 4-3-C, p 53). On compare, dans un champ semencier biclonal (UPA 409 X IFC 1), l'influence de diverses densités de "mâles" sur les paramètres de production. Les résultats des comptages de fèves chez le clone ♀ UPA 409 sont les suivants :

<u>Traitement</u>	<u>Nombre moyen de fèves par cabosse</u>
A (absence de mâles)	28,94
B (5 % de mâles)	31,15
C (témoin, 10 % de mâles)	30,60

Les différences observées ne sont pas significatives (LACHENAUD et SOUNIGO, 1991).

Les ambiances polliniques différentes, confirmées par l'analyse électrophorétique d'échantillons de plantules issues des semences, n'ont pas d'influence sur le remplissage des cabosses d'UPA 409, bien que le pollen d'IFC 1 soit compatible. Il est à noter que du pollen IFC 1 parvient cependant en A puisque 9 % des semences analysées sont hybrides.

5-5-3 Conclusion.

Nous avons montré qu'en pollinisation manuelle, l'origine génétique du pollen pouvait influencer sur le nombre moyen de graines par cabosse.

Le génotype du pollen est plus important que son caractère compatible : ainsi, l'apport de pollen compatible "universel" sur les clones très sensibles au mauvais remplissage des cabosses ne modifie pas le

phénomène, ce qui est confirmé en pollinisation libre.

La sensibilité au mauvais remplissage des Haut-amazoniens n'est donc pas directement liée à leur auto-incompatibilité.

Nos résultats sont donc à rapprocher de ceux de LOCKWOOD (1977) qui n'a pas mis en évidence de différences quant au nombre moyen de graines par cabosse dans deux groupes d'arbres, autocompatibles et auto-incompatibles, d'une même descendance. De même, ENGELS (1983, c) a montré que les remplissages des clones auto-compatibles et auto-incompatibles étaient comparables.

Nos conclusions s'opposent à celles de BOUHARMONT (1960), qui a étudié les pourcentages d'ovules fécondés dans divers types de croisements : de 95 % dans le cas d'autopollinisation d'un clone autocompatible, il s'abaisse à 33 % dans une autopollinisation fortement auto-incompatible, tandis que les croisements entre autocompatibles et auto-incompatibles donnent des taux élevés, égaux à ceux d'autopollinisations autocompatibles. Il affirme que le nombre de graines par cabosse permet d'identifier la nature du croisement, car "...après la pollinisation incompatible ...le nombre moyen d'ovules fécondés est moindre, et, parmi ceux-ci, beaucoup ne peuvent donner de graines parce que la fécondation n'a pas abouti ou que l'ovule fécondé dégénère. ".

Comme dans tous les cas que nous avons étudiés, la fertilité apparente est très supérieure à 33 %, cela signifierait que seules les cabosses à très petit nombre de fèves (par exemple en dessous de 20 chez UPA 409) proviendraient d'autofécondations : or nous avons déjà montré que le taux de fèves issues d'autofécondations est indépendant du nombre de fèves (LANAUD et al., 1987).

La théorie de COPE (1959) ne permet pas davantage d'expliquer le mauvais remplissage des cabosses des clones Haut-amazoniens auto-incompatibles : en effet, cet auteur montre que jusqu'à 75 % de fusion des ovules et gamètes mâles, qui est le maximum atteint lors d'une réaction d'incompatibilité, la fleur tombe systématiquement. Or, tous les clones auto-incompatibles étudiés ici présentent des fertilités apparentes inférieures à 75 % ; il faudrait donc admettre qu'il n'aient reçu que du pollen compatible, ce qui n'est manifestement pas toujours le cas comme le montre l'expérience sans arbres "mâles", et que d'autres phénomènes interviennent ultérieurement pour réduire le nombre de graines.

Nos résultats montrent la nécessité d'une précision de la notion de compatibilité entre clones (compatibilité à la nouaison et/ou lors du développement des embryons), et d'études approfondies dans ce domaine, car les applications agronomiques pourraient être considérables.

5-6 LE FLÉTRISSEMENT DES FRUITS.

Nous présentons deux études dont les buts étaient :

- comparer les nombres moyens d'ovules fécondés dans les chérelles flétries, aux nombres moyens de graines des cabosses de la même génération, produites par les mêmes arbres ;
- évaluer quantitativement l'importance des chutes de fleurs nouées et de très jeunes chérelles.

5-6-1 Les chérelles flétries.

Le flétrissement dit "physiologique" des chérelles (cherelle wilt) est aisément reconnaissable : la chérelle jusqu'alors verte prend en quelques jours une teinte jaune caractéristique ; des relevés fréquents permettent de soustraire les chérelles flétries aux parasites secondaires.

Pour effectuer une comparaison valide entre les nombres moyens d'ovules fécondés par chérelle flétrie et de graines par cabosse mûre, il faut nécessairement opérer arbre par arbre, afin que tous les paramètres soient constants, et en particulier l'état physiologique.

Nous avons donc repéré, en période de nouaison principale (début juillet 1986), deux arbres, un autocompatible et un auto-incompatible, abondamment couverts de chérelles, que nous avons suivis jusqu'à la récolte. De fréquents relevés permettaient de prélever les chérelles récemment flétries, qui étaient ensuite mesurées et disséquées. A la récolte les cabosses ont fait l'objet d'un comptage de graines.

L'arbre noté "A", auto-incompatible, sensible au mauvais remplissage des cabosses, était un hybride entre Haut-amazonien et Amelonado (UPA 419 X IFC 1), âgé de 5 ans au plus. Entre juillet et septembre 1986, 167 de ses chérelles ont été perdues, dont 103 attribuées sans ambiguïté au flétrissement physiologique et 100 disséquées.

L'arbre noté "B", autocompatible, de type Trinitario, était un arbre adulte mais d'âge indéterminé. Entre juillet et septembre 1986 nous y avons dénombré 1043 chérelles flétries, dont au moins 453 par flétrissement physiologique typique dont 109 furent disséquées.

Les résultats sont résumés dans le Tableau 32 et les histogrammes présentés en Figure 11A.

Arbre	\bar{o}	Chérelles disséquées	Nb moyen d'ovules fé- condés/cher.	Cabosses récoltées	\bar{n}
A	41,2	100	34,69	72	28,63
B	39,4	109	31,55	51	28,15

Tableau 32 : Comparaison des nombres moyens d'ovules fécondés par chérelle flétrie et de graines par cabosse (\bar{n}), pour les 2 arbres retenus. (\bar{o} = nombre moyen d'ovules par ovaire)

On remarque que, dans les 2 cas, les nombres moyens de graines par cabosse sont inférieurs aux nombres moyens d'ovules fécondés dans les chérelles flétries.

Pour "A", la différence est de 6,06 et pour "B" de 3,4. Ces différences sont significatives (test "t"). Le test de Kolmogorov-Smirnov révèle que pour "A" les histogrammes diffèrent significativement (pour "B", les données sont normales).

Les chérelles, qui mesuraient de 30 à 145 mm chez l'arbre "A", et de 28 à 150 mm chez l'arbre "B", étaient donc âgées de 25 à 90 jours environ (BOUHARMONT, 1960 ; UTHAIAH et SULLADMATH, 1985) et représentatives de l'ensemble du flétrissement physiologique.

On doit donc en conclure que la mauvaise charge des fruits en graines ne peut être déterminée au stade chérelle, pendant lequel la fertilité apparente est élevée (0,84 chez "A" et 0,80 chez "B") : en d'autres termes, le flétrissement des chérelles ne peut être responsable de l'élimination d'éventuels fruits peu chargés en ovules fécondés, et la fécondation ne saurait être en cause.

Dans les deux cas nous avons cherché une possible corrélation entre la longueur de la chérelle, c'est-à-dire son âge, et sa charge en ovules fécondés. Pour l'arbre "A", cette corrélation n'existe pas ; pour l'arbre "B", elle existe, mais la valeur du r^2 est très faible (0,12). On peut donc considérer que l'âge du flétrissement est indépendant de la charge en ovules fécondés.

La baisse du nombre de graines potentielles dans les fruits doit donc avoir lieu après le flétrissement, qui cesse, sauf rarissimes exceptions, dès 90 jours.

5-6-2 Les chutes de fleurs nouées.

Ces fleurs sont âgées de 4 à 16 jours environ. En effet, si dans le cas d'un développement normal, l'ovaire de la fleur nouée commence à verdier dès 8 jours et cette fleur ne chute plus qu'exceptionnellement, par contre dans d'autres cas le développement est bloqué et la chute retardée (Figure 9, p 79).

Les fleurs nouées tombées au sol étaient recueillies lors des comptages effectués pour l'évaluation des intensités de floraison. De nombreuses situations ont été étudiées mais nous ne rapporterons ici que quelques cas car l'ensemble des résultats est très cohérent.

Les résultats sont présentés dans le Tableau 33A.

On y constate que les pourcentages de chutes de fleurs nouées sont très faibles, de 0,10 à 0,46.

Si l'on s'intéresse au clone IFC 5, autocompatible, qui présente le taux le plus élevé (0,46 %) et pour lequel nous connaissons les conditions de pollinisation, dans la parcelle étudiée et pendant la période considérée (Tableaux 23 et 24A), on constate que les taux de fleurs pollinisées (au moins un grain de pollen) sont de l'ordre de 21 à 22 %, et ceux des fleurs mal pollinisées de 10 à 14 % (grains épars). Cela signifie qu'une fleur pollinisée sur 46 ou 48 (21 / 0,46 et 22 / 0,46) tombe au stade nouaison, ou que, dans l'hypothèse où cette chute ne concernerait que les fleurs mal pollinisées, qu'une fleur sur 22 à 30 mal pollinisées (10 / 0,46 et 14 / 0,46) chute à ce stade nouaison.

Ces valeurs impliquent nécessairement :

- soit que les fleurs faiblement pollinisées chutent toutes sans nouer (95 à 97 %), ce qui a déjà été montré en 5-3,
- soit que le flétrissement ultérieur des chérelles élimine celles à faible nombre d'ovules fécondés,

Sinon, les histogrammes du nombre de fèves par cabosse du clone IFC 5 devraient présenter de 47 à 65 % de cabosses peu remplies (10 / 21,1 à 14,2 / 21,9), au lieu des moins de 5 % en dessous de 35 fèves normales habituels (Figure 5A).

Nous venons de voir au point précédent que les jeunes fruits flétris comportaient un nombre d'ovules fécondés supérieur à celui des graines des cabosses de la même génération, dans tous les cas ; le faible pourcentage de fleurs nouées tombées confirme donc que les fleurs insuffisamment pollinisées tombent toutes sans nouaison visible.

Il est possible de compter les ovules fécondés dans les ovaires noués

(MOSSU, 1980), mais uniquement sur des fleurs fraîches. La dissection, qui dans ce cas doit être totale, est très délicate. Si un début de dessèchement a eu lieu, ce qui est généralement le cas des fleurs tombées depuis plus d'un jour, la réussite de la dissection est problématique et, en tout état de cause, les valeurs obtenues peu fiables. Ces deux raisons, jointes aux très faibles taux de chute des fleurs nouées, ne nous ont pas permis de continuer dans cette voie.

5-6-3 Les chutes de jeunes chérelles.

Dans certains cas exceptionnels, on constate des chutes de très jeunes chérelles, d'une taille toujours inférieure à 12 mm de longueur. Nous avons pu observer les taux suivants :

- chez la descendance hybride IFC 705 X IFC 5, d'avril à septembre 1986 :

<u>parcelle</u>	<u>taux</u>
D11/5 T	13/12987, soit 0,0010
D11/5 B	9/13019, soit 0,0006
D11/5 A	6/4405, soit 0,0013

- chez le clone IFC 5, d'avril à août 1988, en parcelle D13/4 : 6/9907, soit 0,0006 ;

- chez le clone T60/887, même période et même parcelle que IFC 5 : 0/23002, soit 0.

Il s'agit donc de valeurs réellement négligeables.

5-6-4 Conclusion.

La dissection de chérelles flétries de tous âges montre qu'elles sont significativement plus chargées d'ovules fécondés que les cabosses de graines. C'est donc pendant le développement du fruit que le nombre de graines potentielles diminue, probablement après le stade du flétrissement.

Les taux de chute des fleurs à ovaire gonflé sont très faibles et confirment que les fleurs pollinisées par des grains épars chutent sans nouer.

La chute de jeunes chérelles est un phénomène totalement négligeable et peut-être d'origine accidentelle (dégâts d'insectes ?).

Ces deux résultats, très faible taux de chute des fleurs nouées et fort contenu des chérelles flétries en ovules fécondés, infirment la

théorie du "flétrissement différentiel " (DE REFFYE et al., 1978), sur laquelle nous reviendrons dans la discussion.

5-7 LES PHENOMENES NUTRITIONNELS.

Le comptage des ovules fécondés dans les chérelles flétries montre que le nombre de graines potentielles y est plus grand que le nombre de fèves des cabosses issues de nouaisons contemporaines sur les mêmes arbres. Il y a donc, au cours du développement ultérieur de la cabosse, un avortement d'ovules fécondés, qui peut être de grande ampleur chez certains clones. Cet avortement dépend du génotype des embryons et pourrait s'expliquer par des problèmes de nutrition.

Nous avons donc étudié diverses causes de variation des conditions de nutrition.

5-7-1 Variations saisonnières.

Les résultats du Tableau 17A montrent, chez les clones sensibles au mauvais remplissage, de notables variations saisonnières dans la même parcelle.

Ainsi, le clone UPA 402, en parcelle Ei3, passe de 34,31 fèves par cabosse en janvier 1988, à 30,51 en février. De même, UPA 409 en C11, varie de 35,78 à 26,34 entre novembre 1987 et février 1988.

Que ce soit chez les clones ou les descendances hybrides, on constate que la diminution du nombre moyen de fèves par cabosse va de pair avec le déroulement de la récolte, lequel coïncide avec l'aggravation du déficit hydrique, dans nos conditions.

Cela se traduit au niveau des histogrammes du nombre de graines par cabosse, par l'apparition d'un second mode pour les valeurs faibles (10 à 20), lequel prend de l'importance au fur et à mesure du déroulement de la récolte, jusqu'à presque éliminer le principal. Cette translation est particulièrement nette chez le clone UPA 409, en parcelle C11, de novembre 1987 à février 1988 (Figure 5A).

La diminution du nombre moyen de graines par cabosse s'accompagne d'une baisse parallèle du poids moyen de fèves fraîches par cabosse et du poids moyen de la cabosse.

Le Tableau 34A, montre l'évolution de ces deux paramètres chez le clone UPA 409, au cours du déroulement d'une récolte principale. On y constate que la baisse du poids moyen de fèves fraîches par cabosse concerne ses deux composantes : le nombre moyen de fèves et le poids moyen d'une fève.

La variation saisonnière du poids moyen de fèves fraîches par cabosse a été étudiée entre octobre 1983 et juin 1986 dans un essai comparatif d'hybrides (LACHENAUD, 1991). Les variables suivantes y

ont été notées :

- la date de la récolte, en prenant comme origine le 1^{er} septembre, début théorique de la récolte principale en Côte d'Ivoire,

- le poids moyen de fèves fraîches, **P**, établi à partir d'un échantillon de 200 cabosses,

- les cumuls pluviométriques pendant 5 et 6 mois avant la récolte, c'est-à-dire pendant la durée de développement du fruit.

Les données brutes sont présentées dans le Tableau 35A, et la matrice des corrélations totales est la suivante :

	date	P	cumul 5 mois	cumul 6 mois
date	1			
P	-0,729	1		
cumul 5 mois	-0,587	0,490	1	
cumul 6 mois	-0,634	0,529	0,944	1

(pour 23 ddl, les seuils de signification à 5 % et 1 % sont respectivement de 0,386 et 0,505).

On remarque que le poids moyen de fèves fraîches par cabosse est bien corrélé avec les 3 autres variables, mais que la date de la récolte explique beaucoup mieux le poids de fèves ($r^2 = 0,53$) que les deux cumuls pluviométriques ($r^2 = 0,28$ et $0,24$). On peut donc en déduire que, davantage que les conditions climatiques influant sur l'alimentation hydrique, c'est surtout la concurrence entre cabosses d'âges différents qui semble déterminer leur poids moyen de fèves. Les premières cabosses formées, correspondant aux récoltes de septembre et octobre, croissent relativement librement, sauf très important pic de production, d'ailleurs fort hypothétique. Par la suite, et particulièrement pour les cabosses de la récolte intermédiaire nouant en novembre ou décembre, les cabosses âgées exercent une concurrence importante sur les nouveaux fruits en formation. HUTCHEON (1981) fait les mêmes constatations au Ghana, et leur attribue les mêmes causes.

Les variations saisonnières sont bien connues en Afrique de l'Ouest et sont décrites par GLENDINNING (1963), TOXOPEUS et WESSEL (1970), TOXOPEUS et JACOB (1970), ARE et ATANDA (1972), EDWARDS (1972, 1973), HUTCHEON (1981), et sont également mentionnées par POUND (1932, a) et ALVIM (1965) en Amérique.

Par exemple, au Ghana, EDWARDS (1972) montre que le nombre moyen de graines par cabosse décroît de septembre à janvier chez les descendances hybrides, alors qu'il reste pratiquement constant chez les Amelonado. TOXOPEUS et WESSEL (1970) citent des variations du

nombre moyen de graines par cabosse de 38,6 à 33, de septembre à juin, sur Amelonado, au Nigéria.

5-7-2 Variations suivant la position sur l'arbre.

On observe couramment que les cabosses portées par des branches fines, au sommet des arbres par exemple, sont d'une taille inférieure à celles du tronc ou des grosses branches.

Nous avons déterminé le nombre moyen de fèves normales dans les cabosses, suivant leur position sur l'arbre :

- sur le tronc, jusqu'à 1,5 m du sol,
- sur les branches secondaires d'un diamètre inférieur à 3 cm.

L'étude a concerné le clone UPA 409 à raison d'un échantillon de 200 cabosses par cas.

Les résultats obtenus sont résumés dans le Tableau 36, et les histogrammes correspondants en Figure 12A.

	Nombre moyen de fèves normales par cabosse	% de fèves plates
Troncs	26,26	7,04
Branches	22,06	6,34

Tableau 36 : Comparaison troncs-branches fines.
Clone UPA 409, parcelle C11, janvier 1988.

Les histogrammes sont significativement différents, et celui relatif aux cabosses des branches présente une exceptionnelle assymétrie positive.

Ce résultat confirme les travaux de POUND (1932, a), qui a montré l'existence de différences entre cabosses de la base du tronc et des branches les plus fines, du même ordre que les différences entre cabosses mûrissant en début et en fin de saison sèche.

De même, ALVIM (1965), mentionne que « la réduction en taille causée par le déficit hydrique se note particulièrement sur les fruits produits dans les parties les plus hautes de l'arbre, où le "stress" a tendance à être plus marqué ».

5-7-3 Variations suivant les conditions culturales.

Le protocole des expériences décrites au point 4-1 comprenait la

détermination des nombres moyens de graines par cabosse.
Les résultats présentés dans le Tableau 37A et la Figure 13A montrent que :

- la fumure minérale (formule "diagnostic-sol") a une influence positive nette sur les cacaoyers cultivés en plein soleil (D9) et procure un accroissement significatif de 2 graines par cabosse. Sans engrais, avec ou sans ombrage, les nombres moyens de fèves par cabosse ne sont pas significativement différents.

- la nature du dispositif agronomique (haies simples, haies jumelées, témoin homogène) a une influence variable. Cette influence est nulle en A4/3 et en D11/5 pour l'hybride UPA 409 X IFC 371, mais est significative dans cette parcelle pour IFC 705 X IFC 5.

POUND et DE VERTEUIL (1934) ne notent pas d'effet significatif de l'engrais sur le nombre moyen de graines par cabosse, tout comme JADIN et PAULIN (1987). Ces derniers auteurs, travaillant uniquement en pollinisation manuelle, observent cependant des différences notables, mais à l'inverse des nôtres.

5-7-4 Réponse aux apports de bore.

A. Symptômes de déficience en bore.

Il est de constatation courante que les cabosses à petit nombre de fèves (inférieur à 20) ont souvent un aspect anormal : volume plus faible, rapport largeur / longueur augmenté, largeur basale plus importante. Les sillons sont beaucoup plus marqués et la paroi du fruit, indurée, est plus difficile à casser. L'intérieur est souvent occupé par un tissu spongieux blanc, entourant quelques fèves, souvent petites, immatures, aux embryons anormaux, et fréquemment indurées. Il est même très fréquent de trouver des cabosses totalement vides de graines (fruits parthénocarpiques). Ces fruits anormaux sont de maturation en général plus lente et incomplète (Figure 14, p 95, et Photos 4 et 5, p 101 et 102).

Ces symptômes sont attribués à la déficience (et/ou carence) en bore, reconnue et décrite au Nigeria (ASOMANING et KWAKWA, 1965) et en Equateur (TOLLENAAR, 1966, 1967).

RESTREPO (1953) révèle l'existence de fruits parthénocarpiques en Colombie, mais ne parvient pas à en identifier la cause, malgré de nombreuses expérimentations, malheureusement en dehors du champ de la nutrition minérale.

Les symptômes généraux de la déficience en bore sur cacaoyers adultes sont les suivants :

- feuilles souvent pâles et vrillées, à nécrose apicale fréquente,

- tumescence des troncs,
- floraison souvent exubérante et prolifération de gourmands,
- début des symptômes sur fruits dès l'entrée en production,
- fruits déformés, parthénocarpiques,
- intérieur des cabosses induré, ligneux.

Les symptômes sur semenceaux ont été décrits par LOUE (1961), mais uniquement sur Amelonado qui, on le verra par la suite, se montre très peu sensible.

Les conditions d'expression des symptômes sont, selon TOLLENAAR (1967) :

- une faible teneur du sol en bore soluble (moins de 0,2 ppm)
- des sols érodés, lessivés, peu riches en humus,
- des sols riches en calcium (PH élevés),
- des alternances de fortes sécheresses et de pluies abondantes,
- des applications d'engrais azotés et phosphatés.

En Equateur, les symptômes s'observent surtout sur les clones SCA 6 et SCA 12 et leurs descendance ; les clones ICS sont beaucoup moins touchés. Seul le clone ICS 95 semble indemne, de même que les populations locales résultant de sélection naturelle (TOLLENAAR, 1966, 1967). ASOMANING et KWAKWA (1965) précisent que les atteintes se notent toujours sur Haut-amazoniens et pratiquement jamais sur Amelonado, ce que confirme OMOTOSO (1975).

Nous avons pu identifier cette carence dans l'île de São Tomé, où elle sévit avec une très grande ampleur : seuls les clones SCA 6 et SCA 12 et leurs descendance sont atteints ; les clones Trinitario ICS montrent quelques rares symptômes et les Amelonado locaux sont toujours indemnes. D'ailleurs, les symptômes les plus spectaculaires, comme la présence de fruits parthénocarpiques, étaient inconnus sur l'île avant l'introduction des clones SCA.

En Côte d'Ivoire, les symptômes sur fruits sont courants en fin de saison sèche, sur certains hybrides vulgarisés, en particulier UPA 402 X UF 676 (Photos 5), et sur certains clones, surtout SCA 6 et UPA 402.

En janvier 1988, en parcelle A19/1, en fin de récolte principale et par forte sécheresse, nous avons prélevé, sur des arbres de la descendance hybride UPA 402 X UF 676 présentant de nombreux symptômes de déficience en bore, des cabosses normales et anormales, pour analyse. Les résultats sont présentés dans le Tableau 38 suivant.

On y note des teneurs en bore très basses, qui confirment les chiffres de BRADFORD (1966) et de LOUE (1987). L'analyse des résultats montre que, pour les cortex, la différence entre cabosses normales et anormales est significative pour $p = 5,4 \%$.

Il est remarquable de noter que les teneurs des graines, chez les deux classes de cabosses, sont toujours nettement inférieures à celles des cortex (différences de 5,78 et 2,5 ppm). Cela pourrait s'expliquer par le fait que les embryons ne commencent à se

développer que lorsque le fruit est déjà presque complètement formé, à une période où, à cause du déficit hydrique, la déficience en bore s'aggrave considérablement.

Teneurs en bore	Cabosses normales graines cortex		Cabosses anormales graines cortex	
M	13,44	19,22	14,66	17,16
écart-type	2,13	3,03	2,80	2,44
extrêmes	10 - 16	12 - 22	11 - 21	13 - 21

Tableau 38 : Teneurs en bore (M, en ppm), pour des cabosses normales et anormales, récoltées sur des arbres déficients (A19/1 Divo, 1/88, UPA 402 X UF 676).

Nous avons cherché à connaître l'éventuel effet d'épandages de bore sur le nombre moyen de graines par cabosse chez le clone SCA 6.

B. Etude expérimentale.

Sur arbres adultes de 15 ans disposés en lignes "randomisées", nous avons procédé, dès la reprise des pluies en mars 1988, à des épandages de boracine, titrant 14,5 % de bore pur ou 45 % d'acide borique B_2O_3 . La dose par arbre était de 36 g, soit presque 7 kg de bore pur à l'ha, ce qui est déjà important (LOUE, 1987).

L'épandage a eu lieu sur deux lignes de 12 arbres, deux autres lignes étant maintenues en témoin.

A la récolte suivante les comptages de fèves ont concerné un échantillon de 300 cabosses par objet (150 par ligne).

L'analyse ayant montré qu'il n'y avait pas d'"effet ligne", nous présentons les résultats globaux dans le Tableau 39, et les histogrammes correspondants en Figure 15 (p 100).

Paramètres	TEMOIN	AVEC BORACINE
Nombre moyen de fèves normales par cabosse	33,12	36,34
Nombre moyen de fèves plates	1,20	0,72
Fertilité apparente	0,60	0,66
% de fèves plates	3,49	1,94

Tableau 39 : Comparaison témoin-application de Boracine.
clone SCA 6, récoltes de septembre 1988 à janvier 1989, G8 Divo.

L'apport de bore permet d'augmenter le nombre moyen de graines par cabosse de 3,22, et de diminuer fortement le taux de "fèves plates". Les histogrammes sont significativement différents (test de Kolmogorov-Smirnov).

Ces résultats confirment ceux de JIMENEZ (1965), qui a étudié le comportement de jeunes cacaoyers âgés de 4 ans en hydroponie et conclut : « bien que la déficience en bore n'ait pas affecté la formation des ovules, le nombre de graines normales développées a été considérablement inférieur » (à ce qu'il fut dans le témoin, soit 16,6 contre 24).

5-7-5 Conclusion.

Le nombre moyen de fèves par cabosse varie significativement avec les facteurs suivants : la saison, le déroulement de la récolte, la position de la cabosse sur l'arbre, les épandages d'engrais et de bore, et le dispositif agronomique. Le rôle de la nutrition minérale et hydrique dans la fixation du nombre de graines est donc démontré.

Le fait que les cabosses mal remplies se rencontrent pendant les périodes de sécheresse, et en particulier sur les petites branches du sommet des arbres, montre qu'une alimentation insuffisante en sève brute est responsable du phénomène. Cela est confirmé par les symptômes de carence en bore généralement concomitants. On sait en effet que le bore est peu mobile dans la plante et seulement transporté dans le xylème (RAVEN, 1980 ; LOUE, 1987) : en période de sécheresse, donc d'absence de fourniture par le milieu, il ne peut migrer des feuilles vers les points de croissance que sont les fruits et les embryons.

L'expression de la déficience en bore présente des différences très marquées selon les populations, par exemple entre Haut-amazoniens et Amelonado. On sait que les différences variétales peuvent être très

importantes dans ce domaine (LOUE, 1987) et qu'un contrôle génétique du transport du bore est probable.

L'alimentation en sève élaborée semble moins concernée, car l'ombrage, qui pourtant réduit fortement la production globale, n'a pas d'effet dépressif sur le nombre moyen de fèves par cabosse, et les cabosses des troncs, donc éloignées des sites d'élaboration, sont en moyenne mieux remplies que celles des branches et de la voûte.

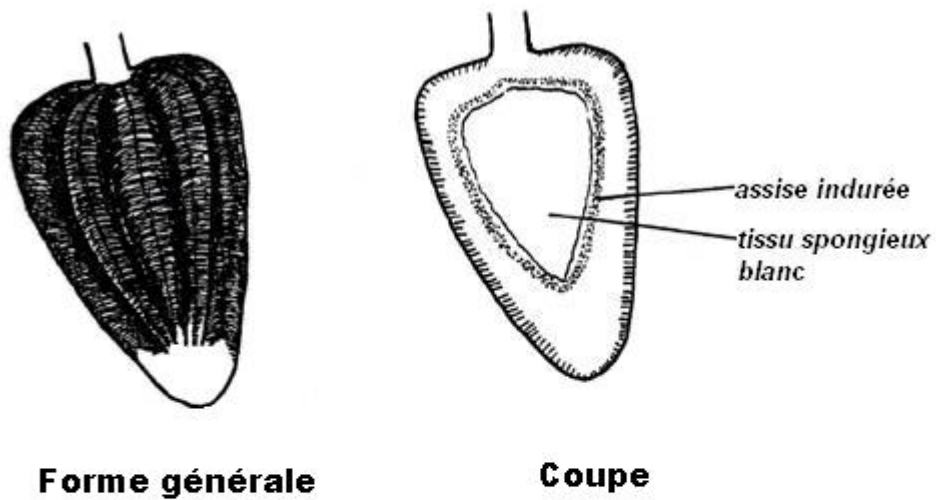


FIGURE 14 : Fruit parthénocarpique (taille réelle)

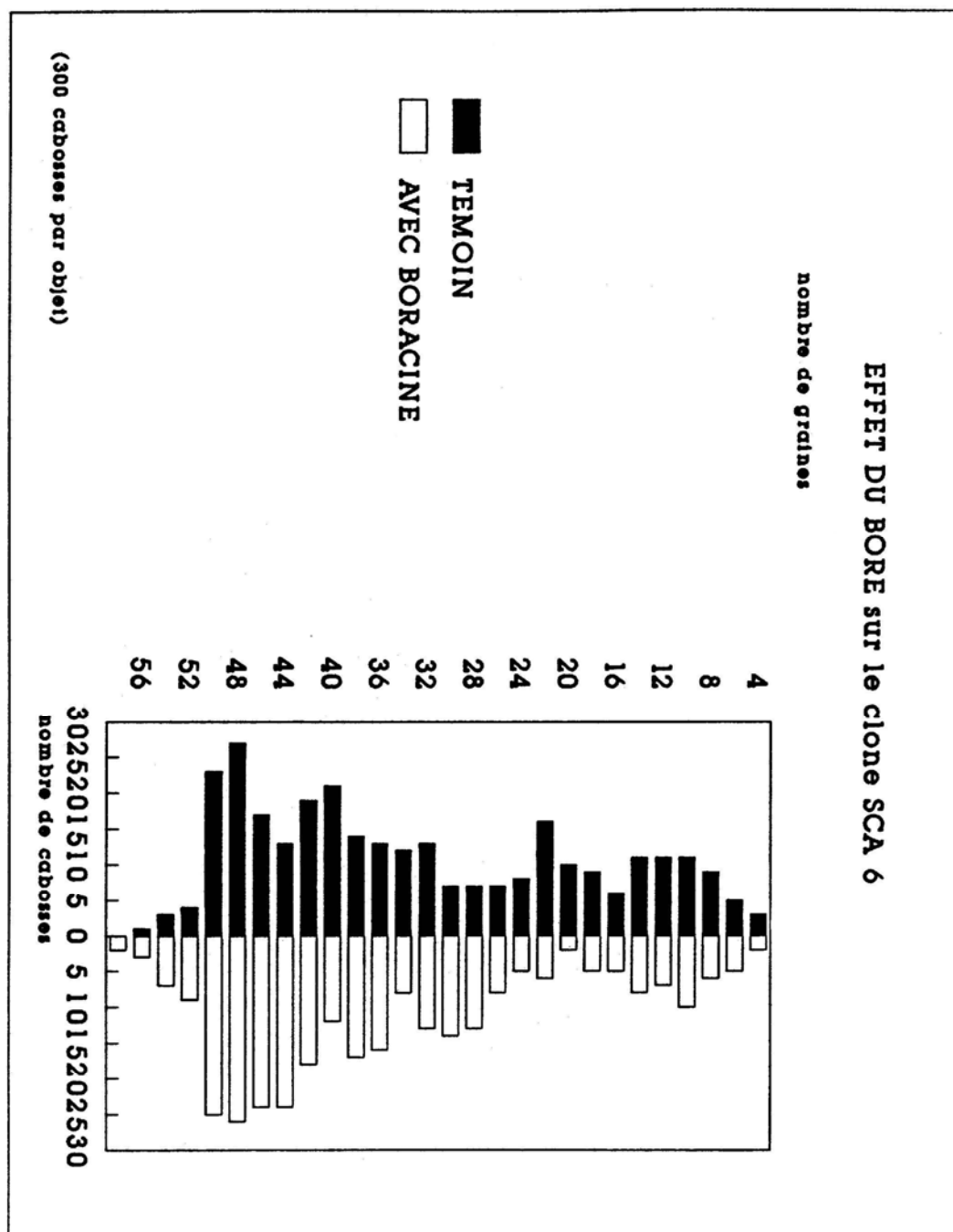


FIGURE 15 : Effet d'épandages de bore sur le nombre moyen de graines par cabosse chez le clone SCA 6.



PHOTOS 4 : Symptômes de déficience en bore sur fruits.
(COMBI, Guyane française).

Un fruit ouvert montre l'absence totale de graines et l'assise
indurée oxydée.



PHOTOS 5 : 9 cabosses de la descendance hybride UPA 402 X UF 676 récoltées sur cacaoyers déficients en bore, à DIVO. (numérotées de 1 à 9 de gauche à droite et de haut en bas).

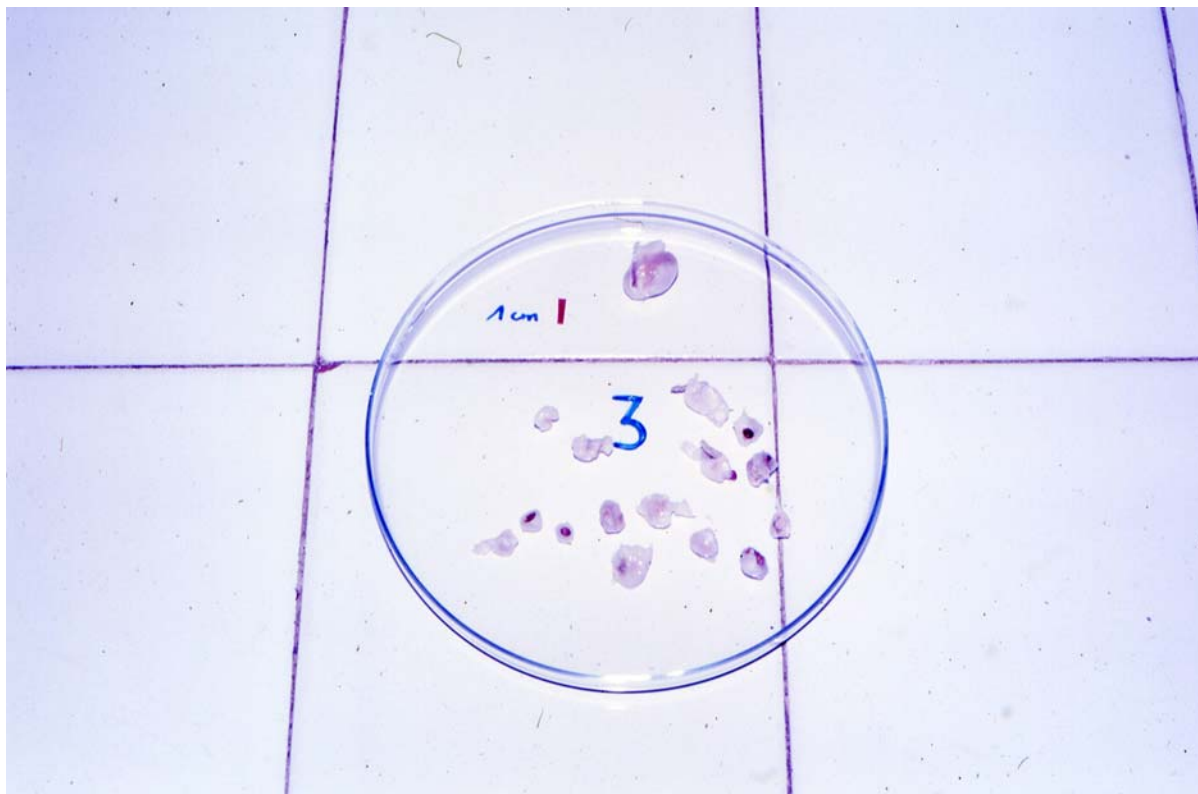


PHOTO 6 : Contenu de la cabosse n° 3.

Cabosse N°	Poids de la cabosse (g)	graines normales	graines anormales	Poids total de graines (g)
1	232,3	12	0	31,3
2	257,9	16	1	46,9
3	233,6	1	15	5,7
4	387,8	10	16	42,9
5	614,7	41	0	166,1
6	119,8	0	1	0,2
7	115,5	2	3	8,0
8	160,6	2	7	7,4
9	198,2	3	2	10,1

Caractéristiques des cabosses et des graines.
(UPA 402 X UF 676, DIVO, décembre 1987).

5-8 CONCLUSION.

Le nombre moyen de graines par cabosse est un paramètre très constant chez certaines populations de cacaoyers, dont les Amelonado.

Par contre, chez d'autres, et en particulier les Haut-amazoniens auto-incompatibles, il est soumis à de très importantes variations, qui s'expliquent par une forte proportion de cabosses faiblement remplies.

Ces variations sont importantes d'une parcelle à l'autre et d'un mois à l'autre, mais la diminution du nombre moyen de graines par cabosse est régulière durant tout le déroulement de la récolte, soit de septembre à juin dans nos conditions (récolte principale et intermédiaire).

Ce mauvais remplissage, que nous avons caractérisé par le paramètre "**fertilité apparente**" va de pair avec de forts taux de "fèves plates", qui sont des graines ayant avorté tardivement, ou aux embryons immatures.

L'étude de l'influence de divers facteurs biologiques et physiologiques sur le nombre moyen de fèves par cabosse et ses variations permet de préciser les points suivants :

- le nombre moyen d'ovules par ovaire, faiblement variable, ne peut expliquer les variations du nombre moyen de fèves par cabosse que chez les clones à faibles variations, appartenant aux groupes Amelonado et Trinitario.

- la pollinisation ne peut fournir d'explication puisque seules se maintiennent et nouent les fleurs pollinisées par des amas de grains de pollen suffisants pour le nombre d'ovules.

- la germination du pollen ne peut être en cause : le même pollen, utilisé sur deux clones femelles différents, provoque des résultats variables sur la fertilité apparente, et les taux de germination sur milieu standard sont comparables chez les clones bien et mal remplis.

- l'origine génétique du pollen permet de notablement modifier le nombre moyen de graines par cabosse en pollinisation manuelle. Néanmoins, chez les clones très sensibles au mauvais remplissage des cabosses, l'apport de pollen compatible (intercompatible ou compatible universel) ne supprime pas le phénomène mais au contraire peut même l'aggraver.

Le génotype du pollen agirait donc au delà de son seul caractère de compatibilité sur le développement ou non de la graine selon le génotype de l'embryon et/ou de l'albumen.

- la fécondation ne peut être en cause puisque les chérelles flétries comportent plus de graines potentielles que les cabosses issues des mêmes arbres, pour des nouaisons évidemment contemporaines. Il en va de même du flétrissement des chérelles, qui ne touche que des chérelles en moyenne fortement chargées et ne joue aucun rôle dans le remplissage des cabosses.

- les facteurs nutritionnels jouent un rôle très important dans le mauvais remplissage des cabosses, et les variations, en quantité et qualité, dans l'alimentation des cabosses en sève brute à certaines époques de l'année semblent être la cause principale des variations du nombre moyen de graines par cabosse.

- le bore joue un rôle prépondérant dans le développement des embryons, comme le montrent les effets positifs des épandages de bore sur le nombre moyen de graines par cabosse.

La corrélation forte avec le phénomène "fèves plates" confirme que le mauvais remplissage des cabosses est dû à l'avortement de certains embryons. Cet avortement pourrait avoir lieu pendant la période de différenciation de l'embryon, après le flétrissement physiologique des chérelles, soit entre 70 et 90 jours après la fécondation (les avortements plus tardifs donnant les "fèves plates").

Le message déclenchant la première division embryonnaire, tardive chez le cacaoyer, environ 50 jours après la fécondation, et assurant la morphogénèse, pourrait être l'atteinte d'un certain équilibre entre diverses substances de croissance (auxines, cytokinines, gibberellines) dans l'albumen. Cet équilibre pourrait être détruit plus ou moins rapidement par l'accumulation d'auxine dans les cas de déficience en bore. Les différences observées selon l'origine génétique du pollen pourraient alors s'expliquer par des sensibilités différentes des albumens et embryons aux déficiences, voire par des capacités différentes de capter le bore. Tous ces aspects seront abordés dans la discussion.

Le mauvais remplissage des cabosses serait donc dû aux interactions entre les facteurs nutritionnels et le génotype des albumens et embryons, se traduisant par l'avortement plus ou moins tardif de ces derniers, avec un phénomène d'amplification possible : moins d'embryons synthétiseront moins d'hormones, d'où moins de possibilités de capter des ressources, et donc encore moins d'embryons (STEPHENSON, 1981).

Selon certains auteurs, le nombre de graines par cabosse serait un caractère très fortement héritable et également l'un des moins influencés par le milieu (GLENDINNING, 1963 ; ENGELS, 1985). Ces deux affirmations doivent cependant être nuancées : l'héritabilité est forte dans un milieu donné, et les faibles variations environnementales ont peu d'effet sur le nombre moyen de graines par cabosse.

CHAPITRE VI.

LES FACTEURS LIES AU POIDS MOYEN D'UNE FEVE.

En amélioration génétique du cacaoyer, le poids moyen d'une fève (à taux d'humidité constant, en général 8%) est un critère de sélection très important, généralement le second après la productivité, en raison de son impact économique et de son héritabilité forte (GLENDDINNING, 1963).

Dans ce chapitre nous nous sommes limités à l'étude de l'influence de l'origine génétique du pollen et des facteurs nutritionnels qui, pour un clone femelle donné, définissent entièrement le génotype et le milieu de développement de l'embryon.

Le poids moyen d'une fève est un caractère quantitatif à distribution normale (Figure 13A) et le coefficient de variation pour un même clone est de l'ordre de 0,16. Il faut donc 40 fèves pour atteindre une précision relative de 0,05 sur la moyenne, à un degré de confiance de 0,95, et 250 fèves pour une précision de 0,02

6-1 L'ORIGINE GENETIQUE DU POLLEN.

6-1-1 Protocole.

L'étude a été menée sur le clone SCA 6 utilisé comme femelle et connu pour ses très petites fèves : ENRIQUEZ et SORIA (1967) citent un poids sec sans testa de 0,62 g, et nous savons qu'avec un large spectre de géniteurs, ses descendances F1 produisent toujours des fèves de taille et poids faibles.

Les "mâles" choisis étaient trois clones nettement différents pour la taille des graines : d'une part l'Amelonado IFC 5, à petites fèves, et d'autre part deux Trinitario à très grosses fèves : UF 667, au poids de graine supérieur à 1,6 g d'après ENRIQUEZ et SORIA (1967), et W41, une sélection de POSNETTE d'origine ghanéenne (LOCKWOOD et GYAMFI, 1979).

Nous avons donc effectué les trois croisements suivants :

- SCA 6 X IFC 5
- SCA 6 X UF 667
- SCA 6 X W41

sur 14 arbres répartis sur deux lignes. Afin d'obtenir un dispositif équilibré, chaque arbre portait les 3 croisements de façon égale, au départ. Les pollinisations manuelles ont été effectuées en mars 1985, et les cabosses récoltées en août et septembre 1985, à un même stade de maturité, repérable à la couleur.

Après cassage des cabosses et pesée globale des fèves fraîches, celles-ci étaient ensuite démulcinées, séchées et étuvées dans les conditions standardisées suivantes :

- démulcination : pour 1000 g de fèves fraîches, 1 litre d'eau + 0,8 g de Rapidase (enzyme pectolytique de Gist Brocades) + 0,4 g d'hémicellulase, avec trempage pendant une heure et brassages intermittents.

- séchage : 1h30 mn dans une armoire séchante (LE PIERRES et LE ROY, 1985).

Après séchage, les fèves étaient pesées individuellement, au centigramme. Puis l'ensemble des fèves de chaque cabosse était étuvé 12 heures à 120°C, ce qui permettait de déterminer l'humidité relative des fèves à la sortie de l'armoire séchante et de calculer un coefficient de transformation pour chaque cabosse.

Il semble primordial, si l'on veut étudier le poids de la graine, de se débarrasser de l'abondant mucilage entourant les fèves, qui est un tissu femelle. Il en va de même de l'enveloppe externe, la testa, mais vu les difficultés pratiques pour l'enlever sans endommager les cotylédons, nous l'avons conservée ; la testa représente entre 5 et 9 % du poids total de la graine (ENRIQUEZ et SORIA, 1968 ; LOPEZ et ENRIQUEZ, 1987).

6-1-2 Résultats.

A. Corrélations.

Pour l'ensemble des données analytiques des 48 cabosses récoltées nous présentons la matrice des corrélations totales (Tableau 40A) entre les variables suivantes :

- N : nombre de graines normales,
- NP : nombre de "fèves plates",
- Pol : date de pollinisation (= jour de mars 1985),
- MAT : durée de maturation (écart en jours par rapport à 5 mois),
- PM : poids moyen d'une fève séchée,
- PTF : poids total de fèves fraîches,
- PTS : poids total de fèves séchées,
- PTE : poids total de fèves étuvées.

On y constate que :

- les différents poids totaux de fèves (PTF, PTS, PTE) sont très

fortement corrélés. En particulier les poids secs et étuvés sont corrélés à 0,995 : la transformation des données individuelles est donc inutile.

- le nombre de fèves est fortement corrélé avec les divers poids de fèves, et négativement avec le poids moyen d'une fève.

- la durée de maturation est corrélée négativement avec les nombres et poids totaux de fèves : les cabosses contenant le plus de fèves, en nombre et poids, mûrissent les premières.

- malgré la faible durée de nos pollinisations (un mois), la date de pollinisation est corrélée positivement avec le nombre de fèves plates et le poids moyen d'une fève, mais les valeurs de r^2 sont très faibles. Ces deux derniers caractères ne sont pas liés, il n'y a donc pas de compensation.

B. Nombre moyen de graines par cabosse.

Le Tableau 41 présente les nombres moyens de graines par cabosse en fonction des différents clones "pollinisateurs" :

Croisement	Nombre de cabosses	\bar{n}	Ecart-type
SCA6 X IFC5	19	43,26	11,57
SCA6 X UF 667	14	35,42	11,82
SCA6 X W41	15	42,33	4,62

Tableau 41 : Nombres moyens de graines par cabosse (\bar{n}), pour les 3 croisements.

On remarque que le croisement SCA 6 X UF 667 présente un nombre moyen de graines normales par cabosse plus faible que les deux autres croisements, confirmant ainsi nos résultats précédents (§ 5-5-1).

JACOB et TOXOPEUS (1969) ont fait en pollinisation manuelle les mêmes constatations et obtiennent, pour des croisements différents, des écarts encore plus importants.

C. Poids moyen d'une fève.

L'étude de l'effet du pollen a été réalisée avec un dispositif en blocs comprenant 8 arbres portant des cabosses de chaque croisement. Sur chaque arbre l'une d'elles a été tirée au hasard pour chaque croisement ; le poids moyen étuvé de ses fèves a été choisi comme donnée élémentaire.

Les résultats sont présentés dans le Tableau 42.

	SCA 6 x IFC 5	SCA 6 x UF 667	SCA 6 x W41
ARBRE N° 1	0,78	0,84	0,69
2	0,61	0,69	0,72
3	0,73	0,79	0,83
4	0,91	1,00	0,86
5	0,78	0,79	0,78
6	0,76	0,70	0,82
7	0,74	0,82	0,72
8	0,79	0,78	0,84

Tableau 42 : Poids moyen d'une fève étuvée (g), pour trois croisements, sur 8 arbres. (Parcelle G8 Divo, 1985).

<u>Source de variation</u>	<u>ddl</u>	<u>CM</u>	<u>F</u>	<u>SIGN.</u>	<u>CV</u>
Totale	23	0,01			
Croisement	2	0,00	1,00	NS	
Bloc (Arbre)	7	0,01	4,77	HS	
Résiduelle	14	0,00			0,07

Analyse de variance, relative aux données du Tableau 42.

L'analyse de variance révèle que l'effet du pollen n'est pas significatif, au contraire de l'effet bloc.

La variation entre arbres est en effet très importante, comme le montrent les valeurs suivantes, et ne semble pas être expliquée par la vigueur végétative (corrélation non significative) :

Poids moyen d'une fève séchée (tous pollens) Classe de vigueur

1,01	5
1,10	1
1,16	1
1,16	1
1,18	5
1,20	5
1,21	5
1,30	3

6-2 LES FACTEURS NUTRITIONNELS.

6-2-1 Variations saisonnières.

Les variations saisonnières du poids moyen de fève sont bien connues en Afrique de l'Ouest où leur incidence économique est très grave : en effet le poids minimum du marché, de 1 g par fève, n'est fréquemment pas atteint en fin de récolte principale ou en récolte intermédiaire. Ces variations sont rapportées par WESSEL et TOXOPEUS (1967), TOXOPEUS et JACOB (1970), TOXOPEUS et WESSEL (1970), EDWARDS (1972) et LOCKWOOD et EDWARDS (1980) : elles sont de manière générale attribuées aux déficits hydriques.

Nous pouvons apporter les confirmations suivantes :

- sur clones, les données du Tableau 34A mettent en évidence une baisse importante du poids moyen d'une graine chez UPA 409 entre novembre 1987 et janvier 1988 :

11/87 :	3,61 g
12/87 :	3,33 g
1/88 :	2,61 g

En mars 1987, à la fin de la récolte principale précédente, le poids moyen était alors de 2,78 g.

- sur descendance hybrides, nous présentons les variations du poids moyen d'une graine du croisement IFC 705 X IFC 5, pour la récolte principale 1985-1986 (parcelle D11/5) :

<u>date</u>	<u>poids moyen d'une fève (g)</u>
8/85	3,06
9/85	2,98
10/85	2,64
11/85	2,57
12/85	2,26
1/86	2,02
2/86	2,20
3/86	1,96

Cette baisse pourrait être attribuée à la concurrence entre cabosses et au déficit hydrique croissant (cf chapitre V, § 5-7-1).

- avec notre matériel, BAREL (comm. pers.) a pu montrer une baisse régulière du poids moyen de fève de l'hybride SCA 6 X IFC 2 de 1,02 à 0,69 g (parcelle A19/1 Divo, d'octobre 1985 à mars 1986).

6-2-2 Importance de l'arbre porteur.

Nous avons vu précédemment (§ 6-1) que l'arbre porteur était un très important facteur de variation du poids moyen d'une graine, sans que cela puisse être rapporté à sa vigueur morphologique, ni d'ailleurs à sa charge en cabosses.

GLENDINNING (1963) et WOOD et LASS (1985) mentionnent aussi un "effet arbre".

6-2-3 Variations suivant les conditions culturales.

Le Tableau 43 montre les valeurs obtenues dans les trois traitements agronomiques de la parcelle D11/5 (cf § 4-1).

Traitement	Période			
	08/85 à 03/86		09/86 à 01/87	
	Effectifs	\bar{p}	Effectifs	\bar{p}
A	728	2,60	527	2,75
B	453	2,49	564	2,70
T	308	2,45	299	2,64

Tableau 43 : Poids moyens d'une fève fraîche, \bar{p} (en g), de la descendance hybride IFC 705 X IFC 5 pour deux récoltes principales successives. Effectifs = nombres de cabosses étudiées.

On peut y constater que, pour les deux récoltes, les graines les plus lourdes sont celles des traitements dont les densités sont les plus faibles (666). Le traitement A, qui présente la meilleure répartition des arbres dans l'espace, et donc théoriquement moins de concurrences entre les arbres, est supérieur au traitement B (lignes jumelées). Le témoin (T) à 1333 pieds / Ha est le traitement aux plus petites graines.

En prenant 0,16 comme coefficient de variation, qui est la valeur commune pour ce critère, et compte tenu des grands nombres de cabosses étudiés, les différences entre A et T sont significatives.

Le Tableau 44 présente les valeurs obtenues dans les trois traitements agronomiques de la parcelle D9 (cf § 4-1).

On y constate que les cacaoyers sous ombrage (A) ont des graines plus légères que celles des autres traitements mais que, par contre, la fumure minérale n'a pas d'effet sur le poids moyen d'une fève.

Traite- ment	Effectif	\bar{n}	Effectif	P (en g)	\bar{p} (en g)
A	1606	27,97	713	85,97	3,07
B1	2297	31,09	520	116,21	3,73
B2	2302	29,00	549	112,55	3,88

Tableau 44 : Récoltes de novembre 1979 à janvier 1983 de la descendance hybride UF 676 X UPA 402 dans les trois traitements agronomiques de la parcelle D9. (A = avec ombrage, B1 = sans ombrage avec engrais, B2 = sans ombrage sans engrais).

- \bar{n} = Nombre moyen de graines par cabosse,
- P = Poids moyen de fèves fraîches par cabosse,
- \bar{p} = Poids moyen d'une fève fraîche.

6-3 Conclusion.

Nous avons mis en évidence dans ce chapitre l'importance prépondérante des facteurs nutritionnels dans la détermination du poids moyen d'une graine, confirmant ainsi que les différents facteurs qui influent sur l'état physiologique de l'arbre modifient ce poids moyen (ESKES et al., 1977).

Ces facteurs sont : la climatologie, et tout particulièrement les longues sécheresses, la densité de plantation, les types d'écartement, l'ombrage, et d'autres, regroupés dans l'"effet arbre" et peut-être liés à son histoire. La concurrence entre cabosses semble également jouer un rôle.

Le pollen ne semble pas avoir d'influence sur le poids moyen d'une fève. Cette influence a cependant été montrée par HURTADO (1960), JACOB et TOXOPEUS (1969), ASCENSO et BARTLEY (1966), HUTCHEON (1981), et est admise par WOOD et LASS (1985). Elle n'a été mise en évidence ni par LIABEUF (1964), ni par ESKES et al. (1977).

Cette apparente contradiction dans les résultats pourrait s'expliquer par un comportement différent des clones utilisés comme femelles (JACOB et TOXOPEUS, 1969), et par les faibles nombres de clones généralement étudiés.

Un résultat très intéressant à rappeler est celui de POUND (1933, b), qui, dans un essai de porte-greffes, a montré que "le système racinaire pouvait avoir une influence sur la taille des graines produites par le greffon, et peut-être aussi sur le nombre de graines de la cabosse". Si la nature du porte-greffe influence la taille des graines, et dans certains cas leur nombre, cela montre l'importance des facteurs nutritionnels dans la détermination de ces paramètres.

CHAPITRE VII.

DISCUSSION ET CONCLUSION.

7-1 INTRODUCTION.

Par l'étude de l'influence de plusieurs facteurs intervenant entre la floraison et la récolte sur les trois composantes de la production du cacaoyer nous avons pu montrer que :

- le nombre de cabosses, N , n'est directement lié à aucun des facteurs étudiés ;

- le nombre moyen de fèves par cabosse, \bar{n} , résulte de l'interaction de facteurs nutritionnels avec les génotypes des graines. Le nombre potentiel d'ovules est fixé génétiquement et l'alimentation en sève brute est particulièrement importante pour le développement des graines ;

- le poids moyen d'une fève, \bar{p} , est sous l'influence de facteurs nutritionnels.

Les autres facteurs étudiés, intensité de la floraison, nombre moyen d'ovules par ovaire, pollinisation, germination du pollen, flétrissement des fruits ne sont pas déterminants, et, dans nos conditions expérimentales, n'affectent pas la production finale. Donc, chez un groupe d'arbres de génotypes donnés, l'importance de la production sera fonction des facteurs nutritionnels et, éventuellement, de l'origine génétique du pollen reçu.

Nos résultats n'ont pas révélé l'existence de « facteurs limitants » de la production, entre la fleur et la cabosse, chez les cacaoyers traditionnellement cultivés en Afrique de l'Ouest, les "Amelonado" ; mais de graves perturbations sont notées chez certains types de cacaoyers plus récemment introduits (sous forme de clones G0, c'est-à-dire d'origine spontanée) et largement utilisés en hybridation, les Forastero Haut-amazoniens. On peut présumer que leur caractère peu domestiqué explique cette sensibilité.

Ces perturbations, qui affectent le nombre moyen de graines dans les

cabosses, sont donc la résultante d'une sensibilité génétique de ces cacaoyers particuliers, et de leurs graines, aux mauvaises conditions d'alimentation hydrique, courantes en Afrique occidentale, qui, entre autres, induisent des problèmes dans l'assimilation du bore. Le phénomène du remplissage incomplet des cabosses peut être modifié expérimentalement de deux manières :

- par un apport de pollen choisi,
- par des épandages de bore,

Ces résultats nous conduiront donc à discuter des thèmes suivants :

- la pollinisation, présentée par certains auteurs comme un important facteur limitant de la production du cacaoyer,
- l'importance à accorder à l'origine génétique du pollen,
- parmi les facteurs nutritionnels, le rôle physiologique du bore, afin de déterminer quel domaine d'action est concerné dans le mauvais remplissage des cabosses et, éventuellement, de déceler des possibilités d'intervention,
- les perspectives ouvertes par nos travaux en amélioration génétique cacaoyère et en agronomie.

7-2 LE ROLE DE LA POLLINISATION.

Les travaux exposés dans les chapitres précédents ont montré que, ni les pourcentages de fleurs naturellement bien pollinisées, ni la forme de la courbe du dépôt de grains de pollen, n'affectaient la production, en nombre de fruits et en nombre moyen de graines par cabosse, dans nos conditions expérimentales.

Ces résultats confirment donc de nombreux travaux (Tableau 45) et sont en accord avec les théories les plus récentes. ENRIQUEZ (1985) comme WOOD et LASS (1985) considèrent que l'existence généralisée du flétrissement physiologique, mécanisme de régulation par lequel le cacaoyer élimine les jeunes fruits qu'il ne peut porter, indique que la pollinisation n'est pas un facteur limitant de la production.

Cependant, d'autres publications, même assez récentes, font état d'une "sous-pollinisation" qui constituerait un "facteur limitant" de la production du cacaoyer. Elles reposent sur des expériences de pollinisation artificielle ayant provoqué des augmentations temporaires de rendement, le faible taux de fleurs naturellement pollinisées chez le cacaoyer (quelques %), et la mise au point d'un modèle de production intégrant floraison et pollinisation.

Ces trois approches méritent une analyse.

7-2-1 Les expériences de pollinisation artificielle.

Ces expériences, dont la plupart ont déjà fait l'objet d'une étude critique (LACHENAUD et BIGNON, non publié) sont assez peu nombreuses (Tableau 45).

Une technique est privilégiée : la pollinisation manuelle par frottement d'une ou deux étamines sur le style, technique relativement délicate et laborieuse. Seuls SORIA (1970), AREVALO et SORIA (1975) et KNOKE et al. (1980) présentent d'autres techniques, dont l'utilisation de pinceaux ou de matériel de traitements phytosanitaires (nébulisateurs).

Parmi les publications relatives à la **pollinisation manuelle**, seules trois présentent des résultats positifs, c'est-à-dire un surplus significatif de production. Cependant tous les auteurs cités utilisent du pollen compatible (Amelonado ou Catongo) et, à l'exception de VELLO, d'AREVALO et SORIA (pour une expérience) et de VALLE et al., travaillent sur des arbres auto-incompatibles, parfois même en parcelle monoclonale.

Il s'agit donc d'une erreur méthodologique qui, très fréquemment, va de pair avec une seconde, l'évaluation de la pollinisation par le comptage des nouaisons. Les problèmes de fécondation et de nouaison relevés sur des arbres auto-incompatibles, que l'on réduit en

pollinisation avec du pollen compatible, sont donc improprement attribués à la pollinisation.

AMERIQUE	AFRIQUE	ASIE (et ensemble)
a) <u>Expériences de pollinisation artificielle.</u>		
HURTADO (1960) (+) SORIA (1969) (+) SORIA (1970) (+-) VELLO (1969) (-) AREVALO et SORIA(1975) (+-) KNOKE et al (1980) (+-) VERA et al (1981) (?) MULLER et al (1987) (+) VALLE et al (1990) (-)	McKELVIE(1960) (-) EDWARDS (1973) (?) HUTCHEON(1981) (+-) PAULIN (1981) (?)	
b) <u>Pas de problèmes de pollinisation.</u>		
HAVORD et al. (1954) HARDY (1960) SORIA (1969) VELLO (1969) DE LA CRUZ et SORIA (1973) MARTIN (1981)	THIRION (1950)) GLENDINNING (1960b) DESSART (1960) LUCAS (1975) MASSAUX et al(1976)	SOETARDI(1950) POSNETTE et ENTWISTLE (1957) BRAUDEAU(1969)
d) <u>Problèmes de sous-pollinisation</u>		
MUNTZING (1947) SORIA (1970) WINDER et SILVA (1972) WINDER (1977) YOUNG (1983, 1986)	LUCAS (1981, b) PAULIN et al (1983)	

Tableau 45 : Caractérisation et localisation des principaux travaux sur la pollinisation du cacaoyer : influences positive, (+), variable (+-), nulle (-), non précisée ou non chiffrable (?) sur les rendements.

Il nous faut remarquer également, comme le fait HUTCHEON (1981), que dans la majorité des cas, les durées d'expérimentation sont trop courtes pour faire intervenir les régulations physiologiques des arbres. Il est d'ailleurs prouvé que le déséquilibre provoqué par des surcharges de fruits peut aboutir à l'épuisement des arbres (HUTCHEON, 1981 ; MULLER et al., 1987).

Seules les méthodologies utilisées par VELLO (1969) et VALLE et al. (1990) sont satisfaisantes : les arbres sont autocompatibles

(Catongo), la durée de l'essai est de trois années et les productions sont très fortes : dans ces cas la pollinisation manuelle n'augmente pas les rendements.

Les résultats positifs obtenus par SORIA (1970), et également relatés par KNOKE et al. (1980), avec du matériel de nébulisation, restent ambigus par le doute sur le véritable clone utilisé et sur sa nature autocompatible.

7-2-2 Le faible taux de fleurs pollinisées.

Dans certains travaux, on note une assimilation de fait entre le faible taux de fleurs pollinisées et la "sous-pollinisation" du cacaoyer. Cette confusion est assez courante et se note chez PARVAIS et al. (1977), DE REFFYE et al. (1980), LUCAS (1981, a) PAULIN (1981), PAULIN et al. (1983) et VAN DER KNAAP (1955).

L'importance quantitative de la floraison capable de compenser de faibles taux de pollinisation naturelle ne semble pas être suffisamment prise en compte dans ces travaux.

Les premiers travaux sur les taux de pollinisation naturelle ne s'intéressaient qu'aux amas de grains de pollen déposés par les insectes pollinisateurs du genre *Forcipomyia*, et négligeaient les grains épars. Ainsi EDWARDS (1973) et DESSART (1961) montrent que le taux de fleurs présentant des amas de grains de pollen est le plus souvent supérieur à 5 %.

Avec les travaux de PARVAIS et al. (1977) et DE REFFYE et al. (1978), la distribution statistique des grains de pollen sur les styles est décrite et formulée mathématiquement.

Par la suite, certains chercheurs ont utilisé la méthode de PARVAIS et al. (1977) et les résultats de leurs observations sont consignés dans le Tableau 46A.

On y constate que les taux de pollinisation "satisfaisante", correspondant à plus de 35 grains de pollen, sont dans tous les cas supérieurs à 2 % des fleurs. On sait, d'après les travaux de DESSART (1961) et d'EDWARDS (1973), et ceux exposés au chapitre V, que le taux de fleurs pollinisées par des amas ne s'abaisse que très exceptionnellement au dessous de 1 % : prendre cette valeur comme moyenne annuelle est donc une attitude prudente.

Nous présentons la production théorique de chérelles pour différents niveaux de floraison et plusieurs taux de pollinisation (Tableau 47). Un taux de pollinisation de 1 % pourrait assurer, chez un arbre adulte, une production de 100 à 1000 cabosses ; ces niveaux de production ne sont bien évidemment jamais atteints en grandes parcelles (100 cabosses par arbre correspondent à environ 5 tonnes de cacao marchand par ha, à la densité de 1333).

Un calcul analogue a été présenté par BESSE (1975).

Ainsi, les faibles taux de pollinisation généralement observés ne peuvent être jugés insuffisants pour assurer une production convenable et le terme de sous-pollinisation n'a de sens que dans l'absolu.

Floraison annuelle par arbre (nb de fleurs)	Taux de fleurs pollinisées par des amas de grains de pollen :		
	0,01	0,02	0,05
10.000	100	200	500
30.000	300	600	1500
50.000	500	1000	2500
100.000	1000	2000	5000

Tableau 47 : Nombres potentiels de chérelles assurés par la pollinisation.

7-2-3 Le modèle de production.

Deux étapes ont permis d'établir un modèle de production. Dans un premier temps, DE REFFYE et al. (1978) ont modélisé la pollinisation :

la loi de dépôt de pollen sur les styles est une branche d'hyperbole, que les auteurs ont formulée en "loi de PARETO" à 2 paramètres :

$$f(x) = \frac{a}{x_0} \left(\frac{x_0}{x} \right)^{a+1}$$

avec **a** = "indice de rareté du pollen", calculé à partir de la distribution du pollen sur les stigmates,

x₀ = borne initiale de la loi de PARETO, en théorie = 1
(la valeur x = 0 n'est pas prise en compte dans le modèle)

Puis MOSSU et al. (1981) ont modélisé la production en nombre de cabosses par l'équation suivante :

$$C_i = K \cdot N_i \cdot (x_0 / P_w)^{a_i}$$

où : **C_i** = récolte (en nombre) pendant la période i,
K = constante (= 0,11), représentant les pertes à la fructification dues à d'autres facteurs que la "sous-pollinisation",
N_i = nombre de fleurs produites 5 à 6 mois auparavant,
x₀ = borne de la loi de PARETO,
P_w = "point de wilt différentiel", obtenu après comptage des fèves dans les cabosses,
a_i = "indice de rareté du pollen" pour la période i, qui, d'après les auteurs, peut également être calculé à partir de la

distribution du nombre de graines par cabosse.

Discussion.

La signification du modèle.

- Le modèle de production repose sur un postulat : il y aurait un rapport étroit entre la courbe de dépôt des grains de pollen et la courbe de fréquence des nombres de graines dans les cabosses récoltées 5 à 6 mois plus tard. Ce postulat n'a jamais été démontré. CILAS (1987) conclut que la relation entre les 2 histogrammes n'est pas stable d'une année à l'autre et que la connaissance de l'"indice de rareté du pollen" déterminé à partir de la pollinisation des fleurs ne suffit pas pour prédire le remplissage des cabosses.

Le modèle est établi pour prévoir la production, possibilité évidemment liée à la constance imposée au paramètre **K**. Sur ce point l'alternative est simple :

- soit **K** est effectivement constant et le modèle peut être utilisé, mais il n'est pas limité : aucune régulation n'est prise en compte et dans les conjonctions de fortes floraison et pollinisation on obtient des valeurs incongrues. Par exemple, pour un arbre Haut-amazonien (**xo** = 0,01, **Pw** = 15, **K** = 0,11) produisant 100.000 fleurs par an, avec un "**a**" moyen de 0,2, la valeur modélisée est de 2548 cabosses.

- soit **K** est variable, et le modèle devrait alors prendre en compte cette variabilité, ce qui n'est pas le cas. Or la variabilité de **K** a été montrée par LACHENAUD et MOSSU (1985).

La méthodologie suivie.

Le modèle a été établi à partir de l'étude d'une parcelle mixte (Amelonado et "Amazoniens") pendant 30 mois. Chaque arbre en essai a produit en moyenne une cabosse saine par mois pendant toute la durée de l'étude, ce qui est très faible. Seule la variante "Amazoniens" du modèle a été vérifiée dans une autre parcelle, suivie pendant 22 mois, où chaque arbre a produit en moyenne 2,4 cabosses par mois.

Ainsi, on se doit de constater que, établies à partir de bases très faibles (une situation chacune), les deux variantes du modèle n'ont pas été sérieusement validées : une seule fois pour l'"Amazonien", et pas du tout pour l'Amelonado.

La fiabilité des paramètres.

Le paramètre **Pw**, caractéristique clonale selon DE REFFYE et al. (1978), doit être déterminé graphiquement sur l'histogramme du nombre de fèves par cabosse. Dans l'équation du rendement, ce paramètre **Pw** intervient à deux niveaux : directement et dans le calcul de "**ai**" ; il s'agit donc d'un paramètre important qui doit être évalué très précisément, ce qui est généralement impossible. Si nous prenons l'exemple de l'hybride UF 676 X UPA 402 en parcelle D9 A (LACHENAUD et MOSSU, 1985, et Figure 13A), **Pw** peut prendre les valeurs 10 et 14, où deux "pics" existent réellement, tandis que 11, 12, 13, et 15 seraient également plausibles. Le Tableau 48 présente les valeurs de **ai** et de **Ci** en fonction de **Pw**, la valeur réellement observée pour **Ci** étant de 1606 cabosses.

Pw	ai	Ci
10	0,71	8180
11	0,74	6196
12	0,77	4697
13	0,80	3561
14	0,82	2903
15	0,83	2550

Tableau 48 : Variations des paramètres ai et Ci en fonction de Pw. (UF 676 X UPA 402, parcelle D9, Divo).

On constate que, même déterminé à partir de 1606 cabosses, quantité déjà importante, le point de "wilt différentiel" n'est pas net et que cette situation a des conséquences graves sur la qualité de la modélisation.

Les paramètres **xo** et **ai**, caractérisant les conditions de pollinisation, peuvent être évalués en comptant les grains de pollen sur les styles. On peut aussi évaluer **ai** en comptant les graines dans les cabosses récoltées. On obtient ainsi deux valeurs pour **ai** : une valeur "fleur" et une valeur "cabosses", qui seraient égales "quelle que soit la fraction de pollen efficace" (DE REFFYE et al., 1978), résultat théorique jamais démontré expérimentalement.

Le paramètre **xo** est théoriquement voisin de 1, bien que des valeurs "pratiques" de 0,5 (pour les Amelonado) et 0,01 (pour les "Amazoniens") soient cependant retenues (MOSSU et al., 1981).

La signification théorique de ce paramètre est d'ailleurs peu claire : elle serait "liée à la proportion de pollen efficace déposé sur les styles" (MOSSU et al., 1981), ce qui est contradictoire avec l'affirmation que **xo** est une constante uniquement fonction des populations de cacaoyers et indépendante de leur environnement. Et si **xo** est variable, comment en avoir une connaissance *a priori* précise, indispensable à l'utilisation du modèle ?

Nous devons donc constater que le comptage des grains de pollen sur les styles est inutile, puisque les valeurs qu'on pourrait obtenir par cette méthode directe doivent être remplacées par d'autres : **xo** par 0,5 ou 0,01 et **ai** par la valeur déterminée à partir des cabosses.

Les trois paramètres **Pw**, **xo** et **ai** sont donc peu fiables et sans justification expérimentale (nous avons montré que le "flétrissement différentiel" n'existait pas), ni théorique.

Contre-exemples.

Un modèle n'a de valeur que s'il fournit des résultats utilisables, or aucune justification n'a été publiée depuis la mise au point du modèle de production, mais seulement trois contre-exemples : LACHENAUD et MOSSU (1985), CILAS (1987) et les études en D15/2 Divo (IRCC Côte d'Ivoire, 1982, 1983).

Nous pouvons donc constater que l'ensemble des arguments avancés en faveur d'une pollinisation insuffisante chez le cacaoyer est peu convaincant.

Cependant, certains chercheurs avalisent cette théorie de la "sous-pollinisation" sans apporter de contribution, ou alors non convaincante : c'est le cas de MUNTZING (1947) et d'autres chercheurs cités dans le Tableau 45. YOUNG (1986) admet même : "natural pollination per se could become less of a limiting factor under optimal agronomic conditions" (!)¹.

7-2-4 D'autres arguments pour une pollinisation naturelle suffisante.

La théorie de la "sous-pollinisation" ne peut s'accorder avec les faits suivants :

- l'existence généralisée du flétrissement physiologique, qui est reconnu actuellement comme un mécanisme de régulation de la production : MAC KELVIE (1960), GLENDINNING (1960, b), NICHOLS (1960, 1965, a et b), HARDY (1960), ALVIM (1975, 1979), HUTCHEON (1981) et VALLE et al. (1990). Selon ces auteurs, et d'autres, le flétrissement physiologique atteint de 20 à 95 % des chérelles suivant les conditions.

- les populations d'insectes pollinisateurs sont très généralement reconnues suffisantes : HARDY (1960), VELLO (1969), DESSART

¹ « La pollinisation naturelle en soi pourrait ne plus être un facteur limitant en conditions agronomiques optimales ».

(1961), MASSAUX et al. (1976), WINDER et SILVA (1972), et des traitements insecticides répétés ne modifient pas les conditions de pollinisation : ENTWISTLE (1972), DESSART (1961), VELLO (1969), LUCAS et DECAZY (1981), DECAZY et al. (1985). Au contraire, les traitements répétés augmentent sensiblement la production.

- les diverses techniques agronomiques d'intensification montrent que, à partir d'une situation "traditionnelle", on peut considérablement augmenter la production. L'apport d'engrais, les éclaircies, augmentent la production sans que le taux de nouaison soit modifié. On doit donc en déduire, soit que les populations d'insectes évoluent dans le même sens que la floraison, ce qui serait logique car elles se nourrissent des fleurs (SORIA et CHAPMAN, 1984), soit que leur activité est augmentée.

Dans les parcelles à faible densité, situation qui devrait être défavorable si la pollinisation était problématique, la productivité est très supérieure à ce qu'elle est dans les témoins : en D15/2 Divo, les sous-parcelles à 333 pieds/ha ont produit 5 fois plus de cabosses par arbre que celles à 1333 (IRCC, 1983).

- il existe une corrélation vigueur-production très forte, et, dans certaines conditions, la sélection peut être faite aux stades précoces, d'après les données de croissance (par exemple l'accroissement de diamètre ou de section du tronc) : GLENDINNING (1960, a), SORIA et ESQUIVEL (1970), ENRIQUEZ et SORIA (1979), MOSES et ENRIQUEZ (1979), LOTODE et LACHENAUD (1988), PAULIN (1990).

- les physiologistes ayant étudié le cacaoyer ne se préoccupent pas des conditions de pollinisation (ALVIM, 1975 ; HUTCHEON, 1976, 1981). Pour ce dernier, la production est contrôlée par l'intensité de la floraison, le flétrissement des chérelles et la croissance des cabosses, mais fondamentalement déterminée par les éléments nutritifs utilisables.

7-2-5 Conclusion.

Nos résultats, ainsi que l'analyse bibliographique, montrent que les niveaux de pollinisation naturelle ne semblent pas constituer un "facteur limitant" de la production du cacaoyer.

Au contraire, les nombres de fleurs correctement pollinisées, et souvent, de nouaisons, sont toujours largement supérieurs à ce que l'arbre peut tolérer, y compris chez les très hauts producteurs.

Le fait que, chez le cacaoyer, un très faible taux de fleurs parvienne à évoluer en fruit récoltable, ne doit pas être considéré comme une anomalie. STEPHENSON (1981) cite le cas de nombreuses plantes comparables ou inférieures au cacaoyer de ce point de vue : le manguier (*Mangifera indica*), l'avocatier (*Persea americana*), le fromager (*Ceiba pentandra*), *Cassia grandis*, etc...(Tableau 49).

ESPECES	% de fleurs ♀ qui nouent	% de fleurs ♀ qui évoluent en fruit
<i>Mangifera indica</i>	13 - 28	≤ 0,1 - 0,4
<i>Asclepias syriaca</i>		0,7 - 2,7
<i>Ceiba pentandra</i>		≤ 0,1
<i>Persea americana</i>		≤ 0,1
<i>Cassia grandis</i>	3 - 10	0,2 - 0,5
<i>Hymenea courbaryl</i>		0 - 10
<i>Prosopis chiliensis</i>	0.3 - 3.5	0 - 0,2
<i>Prosopis flexuosa</i>	0.1 - 4.0	0 - 1,3
<i>Prunus domestica</i>		0,7 - 25
<i>Pyrus malus</i>		0,2 - 25,9
<i>Citrus sinensis</i>	34.9 - 61.5	0,2 - 1,0
<i>Theobroma cacao</i>	1.7	0,2

Tableau 49 : Pourcentages de fleurs qui nouent et évoluent en fruit chez quelques espèces. (d'après STEPHENSON, 1981).

TASEI (in PESSON et LOUVEAUX, 1984) précise que chez le pommier, la mise à fruit de 5 % des fleurs suffit pour assurer une récolte satisfaisante. Cette proportion est inférieure à 1 % chez l'avocatier (GUSTAFSON et BERGH, 1966) et, chez les agrumes, "la proportion de fleurs donnant des fruits atteignant la maturité est extrêmement faible ...1 % de 60000 fleurs suffisent à assurer une récolte de 100 kg par arbre" (POUVREAU, in PESSON et LOUVEAUX, 1984).

STEPHENSON (1981) montre que l'abscission précoce des fleurs et des jeunes fruits permet aux plantes d'adapter les nombres de fruits et de graines aux ressources disponibles, et que le "surplus" de production de fleurs et de fruits est une adaptation sélective dont les avantages sont de plusieurs ordres : vis-à-vis des variations des populations d'insectes pollinisateurs, ou déprédateurs des jeunes fruits, vis-à-vis des variations dans la disponibilité des ressources, et vis-à-vis de l'adaptabilité des descendance. Cette adaptation aboutit à créer

des plantes ayant un certain contrôle du nombre et de la qualité de leur descendance. QUELLER (1983) parvient aux mêmes conclusions.

En ce qui concerne le nombre moyen de graines par cabosse, nous avons montré que la pollinisation ne saurait être impliquée et que, contrairement à ce qui est cru parfois, la pollinisation manuelle n'empêche pas les anomalies de remplissage. Cela confirme les résultats de JACOB et TOXOPEUS (1969), EDWARDS (1973), MARTINSON (1976) et ESKES et al. (1977).

Les auteurs qui ont montré que la pollinisation manuelle augmentait le nombre moyen de graines par cabosse utilisaient, soit un seul pollen choisi parfaitement compatible (HURTADO, 1960 ; PAULIN, 1981), soit un mélange de divers pollens compatibles (VELLO, 1969 ; DE REFFYE et al, 1978), mais sans identification des différentes origines. Cette méthodologie est inadaptée car nous avons montré que la réponse du clone pollinisé manuellement dépendait de la nature du pollen utilisé.

Nos résultats ont été obtenus en Afrique, continent où le cacaoyer a été introduit. Dans la mesure où de nombreux chercheurs ont mis l'accent sur l'étroite adaptation de la fleur de cacaoyer aux pollinisateurs Ceratopogonidae, on peut donc penser *a fortiori* que la pollinisation entomogame ne saurait être insuffisante dans les zones américaines d'origine du cacaoyer.

7-3 LE ROLE DE L'ORIGINE GENETIQUE DU POLLEN.

Ce facteur est certainement actuellement l'un des plus étudiés en amélioration du cacaoyer.

En effet, de nombreux travaux sont menés concernant l'auto-incompatibilité, encore mal connue chez cette plante, et l'intérêt agronomique de n'utiliser que du matériel autocompatible. Bien que cette dernière pratique soit parfois adoptée (au Brésil par exemple), il n'existe pas, à notre connaissance, de résultats montrant la supériorité constante de ce matériel. Il faut préciser que le caractère autocompatible est généralement associé à une vigueur faible, et que les vigoureux Forastero Haut-amazoniens, à la base de l'amélioration génétique dans la quasi totalité des pays producteurs, sont en règle générale tous auto-incompatibles.

Ainsi, en Côte d'Ivoire, la comparaison, dans les mêmes descendance hybrides, d'arbres autocompatibles et auto-incompatibles, n'a pas permis de mettre en évidence des différences significatives quant à leur production cumulée sur 5 ans (IRCC, 1988).

En pollinisation manuelle contrôlée, nous avons montré l'effet de l'origine génétique du pollen sur le nombre de cabosses produites et sur le nombre moyen de graines par cabosse. Il s'agit donc d'une influence primordiale. Son influence sur le nombre de cabosses produites est mentionnée par VELLO et NASCIMENTO (1971), MARTIN (1981) et LANAUD et al. (1987), et sur le nombre moyen de graines par cabosse, par JACOB et TOXOPEUS (1969), EDWARDS (1973), MARTINSON (1976) et ESKES et al. (1977).

Nos résultats montrent l'importance de la nature génétique du pollen sur les aspects suivants :

- il est dangereux d'extrapoler les résultats obtenus en pollinisation manuelle lorsque l'on aborde les problèmes qui apparaissent dans une parcelle en pollinisation naturelle, car les deux types de pollinisation sont difficilement comparables dans leur importance numérique : la pollinisation manuelle peut donner de meilleurs taux de réussite, mais son importance restera toujours très faible par rapport à la pollinisation naturelle.

Nous avons montré que la densité d'arbres "mâles" ("pollinisateurs") ne modifiait ni le nombre de cabosses produites, ni le nombre moyen de graines par cabosse (pour des densités de mâles allant de 0 à 1/10), chez un clone pourtant réputé auto-incompatible et se comportant comme tel en pollinisation manuelle (quelques % de réussite en autopollinisation). Ce résultat, et d'autres, montre la nécessité d'une vérification en vraie grandeur des conclusions obtenues en pollinisation manuelle, à une échelle toujours réduite.

- certains de nos résultats (LACHENAUD et SOUNIGO, 1991) montrent qu'en pollinisation naturelle, chez un clone auto-incompatible, l'allopollen compatible est très nettement favorisé par rapport à l'autopollen. Cependant, cela n'a pas de conséquence quant à la production.

- faire varier les clones "pollinisateurs" n'est pas obligatoirement la solution pour assurer un bon remplissage des cabosses. Ainsi, les clones très sensibles au mauvais remplissage ne voient pas leur situation s'améliorer par l'utilisation d'un pollen compatible (Amelonado).

Ces remarques permettent donc de nuancer l'importance de l'origine génétique du pollen en conditions culturales, et de relativiser quelque peu celle du débat sur l'autocompatibilité du matériel. Nous avons, de plus, montré que le mauvais remplissage des cabosses des clones Haut-amazoniens n'était pas directement lié à leur auto-incompatibilité et que les résultats en pollinisation naturelle pouvaient être meilleurs qu'en pollinisation artificielle contrôlée, avec du pollen choisi (exemple du clone auto-incompatible SCA 6).

La Figure 17 illustre les relations génétique-milieu dans l'élaboration du rendement.

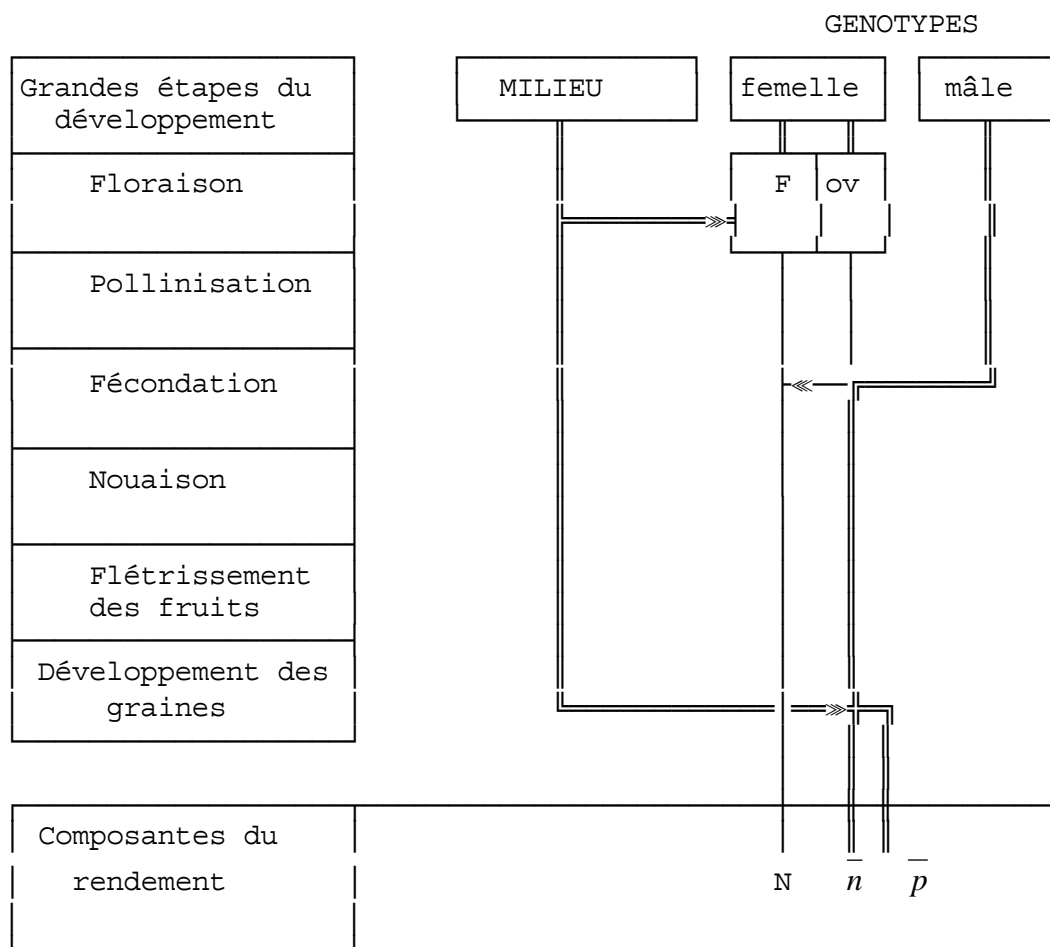


FIGURE 17 : Relations dans l'élaboration du rendement

F = nombre de fleurs

ov = nombre moyen d'ovules par ovaire

N = nombre de cabosses

\bar{n} = nombre moyen de graines par cabosse

\bar{p} = poids moyen d'une graine

==== = influence déterminante

===== = influence en conditions particulières

7-4 LE ROLE DU BORE.

Nous avons montré le rôle fondamental du bore dans la détermination du nombre moyen de graines par cabosse, sa déficience, à l'origine des perturbations constatées dans le remplissage des cabosses, se manifestant essentiellement en période de sécheresse.

Ce phénomène est bien connu chez de nombreuses plantes (BERGER, 1949 ; BRADFORD, 1966 ; TOLLENAAR, 1967 ; GUPTA, 1979 ; LOUE, 1987) et, selon BERGER, il pourrait être dû au fait que les plantes sont alors réduites à s'approvisionner dans des zones plus profondes, habituellement moins riches en bore.

7-4-1 Les rôles physiologiques du bore.

Le bore étant un micro-élément indispensable aux plantes vasculaires et intervenant dans de nombreux processus métaboliques et physiologiques, il nous a semblé intéressant de mieux cerner celui, ou ceux, concerné(s) dans son effet positif sur le remplissage des cabosses.

Selon GUPTA (1979) et LOUE (1987), qui ont publié des revues bibliographiques concernant les effets du bore, cet élément interviendrait au niveau des métabolismes :

- des bases azotées, et tout particulièrement de l'uracile ;
- des glucides, où il aurait une intervention directe, en plusieurs sites, dans les processus enzymatiques du métabolisme du saccharose (dont l'uracile est précurseur de l'uridine-diphosphate-glucose, coenzyme essentiel), de la cellulose, de l'amidon, des pectines, de la callose, des phénols et de la lignine. Selon SHKOL'NIK (1974), l'importance du bore pour les plantes serait due uniquement à son rôle dans le métabolisme des phénols, et pour LEWIS (1980), le rôle primaire du bore concernerait la biosynthèse de la lignine, à partir d'acides phénoliques.

- des acides nucléiques et des protéines.

Cette action, en supplément de son rôle dans la synthèse de l'uracile, serait indirecte, car la déficience en bore réduit beaucoup l'absorption du phosphore par la plante et le taux d'incorporation de cet élément dans les nucléotides.

- des hormones.

L'accumulation d'auxines dans les tissus végétaux déficients en bore est un fait actuellement bien établi (SHKOL'NIK, 1974 ; BOHNSACK et ALBERT, 1977 ; LOUE, 1987) et le bore jouerait un rôle primordial dans la régulation de la concentration cellulaire en auxine (JARVIS et al., 1983, 1984). Le mécanisme de cette régulation n'est pas encore clairement établi, et deux hypothèses sont émises :

- soit le bore favorise l'activité de l'AIA-oxydase, qui détruit l'auxine en excès (COKE et WHITTINGTON, 1968). Il pourrait former des complexes avec les inhibiteurs de cette enzyme, comme les orthodiphénols (JARVIS et al., 1983, 1984) ;

- soit le bore favorise le transport et la migration de l'auxine (TANG et DELA FUENTE, 1986 ; JARVIS, 1988) ;

Des perturbations dans certains, ou tous, de ces métabolismes aboutiraient à des modifications de structure et de fonctionnement des membranes cellulaires. Selon PILBEAM et KIRKBY (1983) le rôle fondamental du bore serait le maintien de l'intégrité des membranes, de nombreux symptômes de la déficience en bore n'étant que des effets secondaires dus à leur altération. Les modifications de la perméabilité et du fonctionnement des membranes auraient une grande influence sur le transport des glucides et assimilats, et des hormones.

Il semble bien que la problématique du rôle du bore chez les plantes vasculaires passe par les trois pôles suivants :

- intégrité des membranes ;
- accumulation de composés phénoliques ;
- accumulation d'auxines.

Ces rôles métaboliques ou physiologiques fondamentaux que nous venons de passer en revue ont des conséquences au niveau de la physiologie de la "plante entière" sur :

- la croissance méristématique ;
- la germination et le développement des tubes polliniques.

Chez les dicotylédones, la mort des points de croissance dans les cas de carence en bore serait due à l'accumulation de composés phénoliques et d'auxines (SHKOL'NIK, 1974). Pour LEWIS (1980), qui a proposé une théorie du rôle du bore dans l'origine et l'évolution des plantes vasculaires, l'importance du bore pour ces plantes s'explique par son rôle primaire dans la synthèse de la lignine et, en interaction avec son intervention dans le métabolisme des auxines, dans la différenciation du xylème.

7-4-2 Les aspects impliqués dans la déficience en bore chez le cacaoyer.

Nous avons montré que l'étape germination du pollen-fécondation ne pouvait être impliquée dans le mauvais remplissage des cabosses. Parmi les autres rôles du bore, son influence dans le métabolisme et le transport des auxines doit retenir tout particulièrement notre attention.

En effet, si le bore protège le système AIA-oxydase, ou s'il est indispensable au transport de l'AIA, la déficience en bore provoquera une accumulation d'auxine dans les tissus déficients, donc dans les fleurs (ovaires), organes en croissance active. Cette accumulation pourrait, dans les cas graves, aboutir à une parthénocarpie. On sait que les fleurs des espèces parthénocarpiques possèdent déjà la quantité d'auxine nécessaire au développement du fruit sans avoir besoin de celle produite par le pollen ou l'embryon (LAFON et al, 1988) et que, chez certaines espèces (tomate, kaki, etc...), la pollinisation peut être remplacée par des applications d'AIA pour obtenir des fruits (HELLER, 1985). L'existence, typique, de fruits parthénocarpiques chez le cacaoyer déficient en bore, pourrait donc trouver là une explication.

Les cacaoyers déficients en bore portent à la fois des fruits parthénocarpiques et des fruits à faible nombre de graines, d'aspect également caractéristique (Photos 5), dont la cause pourrait aussi être rattachée à un excès d'auxine. L'accumulation d'auxine pourrait, par sa toxicité, bloquer le développement de certains embryons, mais aussi, par le déséquilibre provoqué, empêcher la transmission du message déclenchant le développement embryonnaire. Nous sommes en effet parvenus à la conclusion, par analogie avec les conditions de culture d'embryons indifférenciés, décrites par CAMEFORT et BOUE (1980), que ce message était l'atteinte d'un certain équilibre entre divers facteurs de croissance (auxine, kinétine, gibberellines) au niveau de l'albumen.

Une autre confirmation de cette influence du bore dans le métabolisme ou le transport des auxines est apportée par le fait que les chérelles flétries sont exceptionnelles dans les cas de déficience en bore. Ainsi nous avons pu constater qu'à São Tomé, "wilt" et parthénocarpie s'excluent. Or, NICHOLS (1960), qui a étudié les rapports entre le flétrissement des chérelles et les auxines, aboutit à la conclusion que l'insuffisance d'auxines est corrélée positivement avec le flétrissement, ce qui est confirmé par ALVIM (1979), qui a pu empêcher le flétrissement par des applications d'acide indolbutyrique en crème de lanoline sur les chérelles, mais sans développement ultérieur des fruits.

MacKELVIE (1955), qui distingue dans le "cherelle wilt" deux vagues distinctes, affirme que le maximum de la première vague coïncide avec le cloisonnement des endospermes, qu'il situe entre sept et huit semaines après la fécondation. En fait, il semble bien que le cloisonnement de l'endosperme soit plus long et plus tardif puisqu'il ne débute pas avant 50 jours (CHEESMAN, 1927), et qu'à 60 jours la plus grande partie n'est pas cloisonnée (BOUHARMONT, 1960). Le flétrissement physiologique se produirait donc essentiellement avant le cloisonnement de l'endosperme, c'est-à-dire avant que la production d'hormone ne soit significative. Le cacaoyer serait alors comparable au pommier, où LUCKWILL (1953) a montré qu'invariablement les périodes d'active production hormonale, comme le cloisonnement des endospermes, correspondaient à de faibles chutes de fruits.

7-4-3 L'importance du génotype.

Nos faits expérimentaux montrent que le génotype des embryons, et des albumens correspondants, est fondamental dans leur comportement vis-à-vis de la déficience en bore.

La différence du comportement des variétés ou cultivars dans les conditions de déficience en bore (ou de carence) est une caractéristique rapportée par de nombreux auteurs (WALL et ANDRUS, 1962 ; TOLLENAAR, 1966, 1967 ; ASOMANING et KWAKWA, 1967 ; BOWEN, 1977 ; GUPTA, 1979 ; LOUE, 1987). Un contrôle génétique du transport du bore a été montré chez la tomate, où la sensibilité à la déficience serait contrôlée par un seul gène récessif (WALL et ANDRUS, 1962).

Chez le cacaoyer, aucune étude génétique n'a été entreprise concernant cette sensibilité ; on peut simplement noter, comme résultat de nos travaux, que les descendance hybrides des parents femelles sensibles comportent des individus sensibles, comme le montrent l'étude de l'hybride UPA 409 X IFC 371, ou le comportement des hybrides de SCA 6, SCA 12 et UPA 402 en Côte d'Ivoire et à São Tomé, mais dont la proportion n'a pas été déterminée.

Cette variabilité génétique des comportements, qui oppose radicalement Haut-amazoniens et Amelonado, rend difficile la détermination des seuils critiques concernant les teneurs en bore des sols ou des cacaoyers.

BRADFORD (1966) remarque que chez une grande diversité de plantes, la déficience en bore correspond à des teneurs inférieures à 15 ou 20 ppm de matière sèche, chiffres également cités par LOUE (1987). Pour SPECTOR (1964), les feuilles d'un cacaoyer en déficience se caractérisent par des teneurs de 8,5 à 11 ppm. CHUDE et OBIGBESAN (1984) considèrent que 32 ppm est le seuil en dessous duquel on peut attendre une réponse favorable à des apports de bore, et NAKAYAMA (1989) obtient, sur Catongo, des réponses positives à partir d'un témoin à 39 ppm.

Dans nos conditions, nous avons montré que les teneurs des fleurs des clones IFC 1 et UPA 409 en Cil variaient de 18,8 à 25,2 ppm, ce qui est faible et correspond aux valeurs pour lesquelles des réponses positives à des épandages de bore devraient être attendues.

7-4-4 La correction de la déficience.

La correction de la déficience en bore passe pour être délicate (BOWEN, 1977), et TOLLENAAR (1966, 1967) affirme que, à partir d'un certain stade de développement, c'est-à-dire dès que les tissus sont sérieusement affectés, les tentatives de correction sont inutiles.

Cependant, si certains chercheurs n'obtiennent pas de résultats favorables sur les rendements après des épandages de bore (MESTANZA et LAINEZ, 1970), d'autres constatent des réponses très positives : jusqu'à 74 % d'augmentation de rendement avec 6 g de bore par arbre (âgé de 12 ans), au Nigeria (OJENIYI et EGBE, 1984).

Quant à nous, en plus des résultats exposés précédemment qui ont montré l'effet positif d'un épandage unique de Boracine sur le nombre moyen de fèves par cabosse, et donc la production, d'arbres âgés de 15 ans du clone SCA 6, nous pouvons apporter une preuve supplémentaire de l'utilité des épandages de bore dans les conditions de Côte d'Ivoire. En plantation industrielle, à Tipa Dipa, dans la région de Gagnoa, sur 50 ha de parcelles d'hybrides plantés en 1967, des apports d'engrais continus entre 1972 et 1981 n'ont jamais permis de dépasser 1200 kg de cacao marchand par ha. En 1979 eurent lieu des épandages de Boracine (30 g par arbre, soit environ 4 g de bore) qui permirent, de 1979 à 1984, une remontée spectaculaire des rendements jusqu'à 2100 kg (Figure 18A, d'après NAU, comm. pers.). La déficience en bore constituait donc dans ce cas le principal problème agronomique à résoudre.

7-4-5 Rapports avec la maladie du « balai-de-sorcière ».

Il est impossible de ne pas faire le lien entre les manifestations de la déficience en bore et les symptômes provoqués par le "balai-de-sorcière", maladie sud-américaine due au champignon *Crinipellis perniciosus* (STAHEL), SINGER 1942.

Parmi ceux-ci, les plus spectaculaires sont les chérelles parthénocarpiques, appelées "chirimoyas" (Photo 7). Celles-ci ressemblent évidemment beaucoup aux fruits parthénocarpiques typiques de la déficience en bore. D'autres symptômes sont également présents dans les deux cas, comme l'abondance des rejets végétatifs.

En Equateur, où la maladie sévit gravement, le clone ICS 95 est remarquablement tolérant et de ce fait largement utilisé. Or TOLLENAAR (1966) précise que ce clone est l'un des rares clones ICS importés ayant réussi à survivre à la déficience en bore dans ce pays, et nos résultats ont montré qu'en Côte d'Ivoire il était également insensible au mauvais remplissage des cabosses. Ce clone a d'ailleurs été classé

comme résistant au balai-de-sorcière à Trinidad (HOLLIDAY et BAKER, 1953).

TOLLENAAR précise également que les clones SCAVINA (SCA 6, SCA 12), qui étaient initialement résistants au "balai-de-sorcière", ont perdu cette résistance après quelques années au champ et se sont couverts de symptômes du parasite. Il présume aussi que la très forte sensibilité des populations locales de cacaoyers provient d'une déficience latente en bore.

Le parallèle existant entre la déficience en bore et la maladie du "balai-de-sorcière", quant aux symptômes et aux clones concernés, pourrait confirmer notre thèse précédente selon laquelle la déficience en bore interviendrait principalement sur la régulation de la concentration en auxine.

En effet, l'attaque par le champignon *C. perniciosus* s'accompagne d'une accumulation d'auxine détruisant l'équilibre auxine-cytokynine réglant l'organogénèse (HELLER, 1985) et provoquant une elongation cellulaire, une croissance anarchique des rameaux, et l'apparition de fruits parthénocarpiques. Cette accumulation pourrait être mieux combattue chez les clones extrayant le bore plus facilement, comme ICS 95, par exemple. D'ailleurs, à Trinidad, BARTLEY et AMPONSAH (1967) ont montré que l'expression des symptômes variait selon le substrat utilisé.

Ces observations suggèrent que des épandages de bore pourraient permettre une lutte agronomique contre *C. perniciosus*. LOUE (1987) mentionne que la résistance à certaines maladies par une plus forte absorption de bore a été prouvée, en particulier dans le cas de l'ergot de l'orge.

Rappelons que chez le colatier (*Cola nitida*), autre sterculiacée, les fruits déformés ou parthénocarpiques et les "balais-de-sorcière" sont typiques des arbres déficients en bore (JACOB et al., 1972 ; EGBE et OLANIRAN, 1980), tandis qu'en Europe, les "balais-de-sorcière" sont, avec les rameaux dénudés et la "peau de crapaud", les trois signes caractéristiques de la déficience en bore sur pommier et poirier (LOUE, 1987).



PHOTO 7 : "Chirimoya" (NARANJAL, Equateur).
A noter, sur le rameau, une fleur atteinte, dont la taille est le double de la normale (sur la feuille).

7-5 APPLICATIONS EN AMELIORATION GENETIQUE CACAOYERE.

Nous avons montré que les facteurs de production liés à la fructification d'un groupe de cacaoyers (clones ou descendance hybrides) étaient affectés par l'interaction entre leurs génotypes et les facteurs édapho-climatiques. Ces constatations autorisent donc la sélection précoce, sous réserve que l'inter-compatibilité des génotypes, à définir plus précisément, soit vérifiée et assurée dans le matériel sélectionné distribué aux planteurs.

7-5-1 Critères d'évaluation et de sélection.

Les deux principaux critères de sélection pour la productivité sont le nombre de cabosses et le poids moyen de fèves par cabosse, qui ne sont pas corrélés d'après les travaux de ENGELS (1983, c) sur 294 clones.

Nos résultats permettent de proposer les critères suivants pour la sélection de descendances hybrides :

- pour la production en nombre de cabosses.

Aucun des facteurs étudiés n'étant lié à la production en nombre de cabosses, il s'agit donc probablement de facteurs de régulation de la fructification (HUTCHEON, 1981), ce qui nous paraît autoriser la sélection précoce. De nombreux travaux, précédemment cités, montrent qu'une sélection précoce, sur la vigueur moyenne d'une descendance, au champ, voire en pépinière, pourrait être réalisable, permettant un tri rapide par élimination des familles les moins vigoureuses. Une sélection ultérieure pourrait être effectuée pour les valeurs élevées du rapport production / vigueur, intéressantes en cacaoculture intensive (LOTODE et LACHENAUD, 1988 ; PAULIN, 1990).

- pour le poids moyen de fèves par cabosse.

Le remplissage incomplet des cabosses, dont nous avons montré qu'il était dépendant de facteurs génétiques, affecte le poids moyen de fèves par cabosse. La sélection doit donc être faite sur des moyennes élevées, mais également sur la forme des histogrammes : les familles hybrides à histogramme sans mode doivent être éliminées car elles expriment une forte interaction génotype-milieu et entraînent des problèmes techniques post-récolte.

Pour les zones à pluviosité contrastée, où des problèmes de nutrition minérale peuvent être attendus, l'existence du phénomène devra être vérifiée et reconnue par les sélectionneurs. Ceux-ci pourront caractériser leur matériel en suivant le protocole suivant :

- effectifs étudiés : 200 cabosses ;
- prélèvements en fin de récolte principale, période où le phénomène s'exprime le plus nettement ;
- répétitions sur plusieurs années, pour intégrer les variations climatiques ;
- choix d'après la fertilité apparente et la forme des histogrammes des poids moyens de fèves fraîches par cabosse.

En sélection de clones, certains de ces critères ne seraient pas adaptés au repérage des arbres à cloner, car établis à partir de moyennes, comme la vigueur, et nécessiteraient une adaptation pour l'étape de confirmation (la quantification de la vigueur chez les boutures n'est pas aussi simple que chez les semenceaux). Par contre, les critères relatifs au poids moyen de fèves par cabosse sont toujours utilisables dans ce type de sélection.

De façon plus précoce, les descendance hybrides pourraient être sélectionnées sur leur sensibilité à la déficience en bore, en vase de végétation, au stade jeune semenceau (3 à 9 mois), sous réserve évidemment que soient menées les études concernant la corrélation entre le comportement des plantes jeunes et âgées. Cette sélection sera évidemment plus efficace dès que sera connue la transmission des caractères de tolérance ou de résistance à la déficience en bore.

Nous pouvons également proposer l'abandon de certains critères de sélection, et en particulier, le nombre moyen d'ovules par ovaire (DE REFFYE *et al.*, 1978). Il ne permet pas en effet une sélection précoce pour le nombre moyen de graines par cabosse, sauf peut-être parmi le groupe Bas-amazoniens-Trinitario, d'ailleurs très peu variable pour ce caractère (40 à 45).

Ce critère, utilisé en sélection clonale inter-groupes, a révélé des contre-exemples flagrants : ainsi, dans l'essai G8 de Divo, après 6 récoltes cumulées, le clone Amelonado IFC 5, avec un nombre moyen d'ovules par ovaire de 46,2, a produit 1945 kg de cacao marchand par ha en moyenne par an, soit significativement plus que les 1050 kg du clone SCA 6 (avec 55,35 ovules par ovaire) (IRCC, 1983).

Un autre critère, le point de "flétrissement différentiel" tel qu'il a été défini par DE REFFYE *et al.*, (1978) et présenté comme facteur déterminant de la production dans les cas de sous-pollinisation, devrait également être abandonné. Nous avons en effet montré que le "flétrissement différentiel" n'existait pas, et que les histogrammes du nombre de fèves par cabosse, loin de traduire les conditions de pollinisation, traduisaient en fait les conditions de nutrition, et probablement d'assimilation du bore. Cependant, ce point de "flétrissement différentiel", sous une autre appellation pourrait être utilisé différemment de ce qui était proposé : il faudrait éliminer le matériel à valeurs faibles et ne conserver que celui présentant des histogrammes unimodaux à asymétrie négative.

7-5-2 Travaux à réaliser.

Nous avons vu qu'il était nécessaire d'approfondir les domaines suivants :

- la connaissance de l'intercompatibilité entre les matériels utilisés, en ne raisonnant pas uniquement sur le taux de nouaisons réussies, mais aussi sur le nombre de graines obtenues.

En effet, lorsque l'on pollinise le clone femelle X par le clone mâle Y, le taux de nouaison caractérise leur intercompatibilité. Nous avons pu révéler que, pour un clone donné, le nombre moyen de graines par cabosse dépendait significativement du pollen utilisé, pourtant compatible suivant l'acception habituelle du terme. Une caractérisation plus fine, prenant en compte le nombre de graines obtenues nous semble donc indispensable.

Il n'est pas douteux qu'une partie de ces connaissances puisse découler des recherches sur le fonctionnement du système d'incompatibilité et la caractérisation allélique des clones. LANAUD (1987, b) a d'ailleurs bien montré l'aspect quantitatif de la réaction d'incompatibilité. Mais l'expression post-zygotique devra faire l'objet d'investigations supplémentaires.

Bien évidemment, cette connaissance théorique de l'intercompatibilité au sens large devra être complétée par celle de son expression réelle en conditions naturelles.

- la transmission génétique des caractères de sensibilité ou de tolérance à la déficience en bore.

Cette déficience est largement représentée dans les sols des pays tropicaux humides, sur roches ignées, granites et basaltes, et en particulier dans les zones cacaoyères (Afrique de l'ouest, Equateur, etc...). Elle diminue considérablement les rendements.

Comme la correction par apport de produits boratés est délicate et relativement chère, il apparaît souhaitable de créer des matériels tolérants ou résistants, en utilisant les qualités naturelles de certains groupes de cacaoyers.

Malheureusement, les Forasteros Haut-amazoniens, très utilisés en amélioration cacaoyère pour leur vigueur et leur productivité, sont dans leur grande majorité très sensibles, au point d'avoir été pour cette raison éliminés d'Equateur (TOLLENAAR, 1967) et de São Tomé.

Une meilleure connaissance génétique du phénomène pourrait permettre de continuer à utiliser ce groupe génétique, après une sélection récurrente permettant d'améliorer son niveau de tolérance.

Il serait également utile d'étudier la corrélation entre la sensibilité à la déficience en bore au jeune âge et le mauvais remplissage des cabosses, dans un but de sélection précoce. Notre travail a déjà précisé un certain nombre de clones et de descendances hybrides présentant le caractère "remplissage incomplet des cabosses", comme UPA 402, UPA 409, SCA 6, UPA 402 X UF 676, et qui pourraient être étudiés en vase de végétation suivant la méthodologie de LOUE (1961).

Une autre solution pourrait être apportée par l'utilisation de plants greffés sur matériel tolérant à la déficience en bore, dans la mesure où il conviendrait pour les autres caractères.

7-6 APPLICATIONS EN AGRONOMIE.

En aval des travaux d'amélioration génétique exposés précédemment, l'agronomie pourrait œuvrer dans les domaines suivants :

7-6-1 L'étude des dispositifs de plantation.

Très peu de résultats, ou même d'observations, sont connus concernant l'influence des dispositifs de plantation en cacaoculture, et en particulier la disposition des arbres pour obtenir une pollinisation croisée optimale.

A partir de deux ou trois descendances hybrides ou clones, dont l'intercompatibilité sera la meilleure possible, des essais devraient déterminer les densités respectives et les dispositions optimales : en lignes ou blocs du même type génétique, en mélange sur la ligne, en lignes jumelées, etc...

La pratique courante des planteurs de mélanger une certaine proportion d'Amelonado (en Afrique) ou de "Comum" (au Brésil), tous deux autocompatibles et intercompatibles universels, aux hybrides sélectionnés, ne doit pas être éludée mais montrer la voie à la recherche.

Les résultats obtenus en champs semenciers en Côte d'Ivoire (LANAUD et al, 1987 ; LACHENAUD et SOUNIGO, 1991) montrent que le choix des arbres en mélange ne doit pas être fait uniquement sur leur intercompatibilité, mais également sur leur vigueur, qui doit être comparable. Un autre aspect à ne pas négliger est le synchronisme des floraisons.

7-6-2 La nutrition oligo-minérale et hydrique.

Il ressort de nos observations que le moment crucial pour la fixation du nombre de graines dans une cabosse se situe entre 50 et 100 jours après la fécondation, et plus certainement entre 70 et 90 jours. Il est donc primordial que l'arbre soit correctement alimenté en sève brute à cette période critique ; or celle-ci peut correspondre à la saison sèche dans certains pays.

L'irrigation, qui est une pratique chère, ne peut être envisagée à grande échelle partout. Cependant, certaines techniques et pratiques d'économie en eau pourraient être développées : goutte-à-goutte, meilleurs choix des terrains et des expositions, brise-vents, paillage, etc...

Quant à la déficience en bore, il importe de savoir si elle est primaire (cas de sols naturellement très pauvres en bore), ou induite (blocages par d'autres éléments, sécheresses...)

L'agronome, pour assurer au cacaoyer une nutrition en bore correcte peut, en plus des épandages de produits boratés, préconiser des techniques susceptibles de limiter la déficience, comme les fumures minérales adaptées (éviter les excès de calcium, de potasse, d'azote), et le maintien d'un certain ombrage.

Les épandages de bore doivent faire l'objet d'études car ils sont fonction du matériel végétal, des techniques culturales (susceptibles de modifier certains facteurs comme la température et la luminosité), du PH, du taux de matière organique du sol, et de la pluviométrie, en quantité et surtout en répartition.

La correction de la déficience en bore, dans de nombreuses zones, est un préalable indispensable à l'augmentation, parfois spectaculaire, des rendements. Il serait également intéressant d'étudier dans quelle mesure cette correction pourrait permettre de lutter contre la maladie du "balai-de-sorcière" (*C.perniciosa*) et certains dépérissements ou dégâts d'insectes, thrips par exemple.

BIBLIOGRAPHIE

- ALVIM, P de T. 1965.** Eco physiology of the cacao tree.
Conférence internationale sur les Recherches
Cacaoyères, ABIDJAN, 15-20 nov.1965. (pp 23-35).
- ALVIM, P de T. 1975.** Ecophysiology of cacao.
in "Ecophysiology of tropical crops", volume II.
International Symposium on Ecophysiology of Tropical
crops, MANAUS, BRASIL. Ed. CEPLAC, BAHIA, BRASIL.
- ALVIM, P de T. 1979 :** discussion p 561
7ème Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère,
DOUALA, CAMEROUN, 5-12 nov. 1979.
- ALVIM, P de T. 1984.** Flowering of cocoa.
Cocoa growers'bulletin (Bournville), n° 35, 23-31.
- ALVIM, P de T ; A. D MACHADO et F VELLO. 1972.**
Physiological responses of cacao to environmental
factors.
4ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères,
STE AUGUSTINE (TRINIDAD), 8-18 janv. 1972 (pp 210-225).
- ARE, L. A et O ATANDA. 1972.**
Seasonal influences on some yield factors in four varieties of
Theobroma cacao L.
Tropical agriculture (Guilford), vol 49, n°2, 161-170.
- AREVALO, A. R et J SORIA. 1975.**
Evaluación de cuatro metodos de polinización artificial
en el aumento de producción de cacao (*Th.cacao* L).
5ème Conférence Internationale sur les Recherches
Cacaoyères, IBADAN (NIGERIA), 1-9 sept. 1979, (pp 79-84).
- ASCENSO, J. C et BARTLEY B. G. 1966.**
Varietal relationships of growth factors of young cacao
seedlings.
Euphytica (Wageningen), 15 (211-223)
- ASOMANING, E. J. A et R. S KWAKWA. 1965.**
Boron deficiency symptoms in cocoa fruits.
Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères
ABIDJAN, 15-20 nov. 1965. (pp 39-42).

- BARTLEY, B. G. 1979 :** discussion p 560
7ème Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère,
DOUALA, CAMEROUN, 5-12 nov. 1979.
- BARTLEY, B.G.D and J.D AMPONSAH. 1967.** Witches'broom.
in Annual Report on Cacao Research 1966, p 50-53.
Imperial College of Tropical Agriculture, TRINIDAD.
- BERGER, K. C. 1949.** Boron in soils and crops.
Advances in agronomy, vol 1, 321-351.
- BESSE, J. 1964.** L'amélioration du cacaoyer en Côte d'Ivoire.
Café Cacao Thé (Paris), vol 8, n°4, 245-263.
- BESSE, J. 1975.**
La sélection générative du cacaoyer en Côte d'Ivoire
bilan et orientation des recherches en 1975.
5ème Conférence Internationale sur les Recherches
Cacaoyères, IBADAN (NIGERIA), 1-9 sept. 1975. (pp 95-103).
- BILLES, D. J. 1941.**
Pollination of *Theobroma cacao* L in Trinidad, BWI.
Tropical agriculture (Trinidad), vol 28, 8, 151-156.
- BINGLEY, P. 1988.** Review of production and consumption.
Cocoa growers'bulletin (Bournville), 40.
- BOHNSACK, C. W et L ALBERT. 1977.**
Early effects of boron deficiency on indoleacetic acid
oxidase levels of squash root tips.
Plant Physiology, 59, n° 6, 1047-1050.
- BOUHARMONT, J. 1960.**
Recherches cytologiques sur la fructification et
l'incompatibilité chez *Theobroma cacao* L.
Publications de l'Institut National pour l'Etude
Agronomique du Congo (INEAC), n° 89, (117 p).
- BOUSSARD, B. 1981.**
Etude bibliographique. Pollinisation, arbres fruitiers et
cacaoyers.
Café Cacao Thé (Paris), vol 25, n°4, 297-304.
- BOWEN, J. E. 1977.**
The fine art of using enough, but not too much, boron.
Crop and soil magazine, 8/9/77, 12-14.
- BOYER, J. 1970.**
Influence des régimes hydrique, radiatif et thermique du climat
sur l'activité végétative et la floraison de cacaoyers cultivés
au Cameroun. *Café Cacao Thé* (Paris), vol 14, n°3, 189-200.

- BOYER, J. 1974.**
Etude éco-physiologique du développement de cacaoyers
cultivés au Cameroun. *Café Cacao Thé* (Paris), vol 18, n°1, 3-30.
- BRADFORD, G. R. 1966.** Boron
in "Diagnostic criteria for plants and soils", chap.4
(pp 33-61), University of California, Ed H D CHAPMAN.
- BRAUDEAU, J. 1969.** Le cacaoyer.
GP Maisonneuve et Larose, PARIS, (304 p).
- BURLE, L. 1961.** Le cacaoyer. (Tome premier).
GP Maisonneuve et Larose, PARIS, (316 p).
- CAMEFORT, H et H BOUE. 1980.**
Reproduction et biologie des végétaux supérieurs.
DOIN éditeurs, PARIS, (436 p).
- CHAMPAGNAT, P ; P OZENDA et L BAILLAUD. 1969.**
Biologie végétale, tome III. Croissance, morphogenèse,
reproduction. MASSON et Cie, PARIS 6.
- CHARRIER, A. 1969.**
Contribution à l'étude de la morphogenèse et de la
multiplication végétative du cacaoyer (*Theobroma cacao* L).
Café Cacao Thé (Paris), vol 13, n°2, 97-115.
- CHEESMAN, E. E. 1927.**
Fertilization and embryology in *Theobroma cacao* L.
Annals of botany (Oxford), vol XLI, n° CLXI, 107-126.
- CHEESMAN, E. E. 1944.**
Notes on the nomenclature, classification and possible
relationships of cacao populations.
Tropical agriculture (Trinidad) vol. 22, 144-159.
- CHUDE, V. O et OBIGBESAN G. O. 1984.**
Critical limit of boron in soil and plant for predicting
response of young cacao to boron application.
9ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères,
LOME, 12-18 fév. 1984. (pp 193-197).
- CILAS, C. 1987.**
Etude de la pollinisation naturelle du cacaoyer au Togo et ses
implications sur la production.
10ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères,
SANTO DOMINGO, 17-23 mai 1987. (pp 283-288).
- COKE, L et W.J WHITTINGTON. 1968.** The role of boron in plant growth.
IV-Interrelationships between boron and indol-3yl-acetic acid in
the metabolism of bean radicles.
Journal of Experimental Botany, vol 19, n° 59, 295-308.

- COPE, F. W. 1959.** Incompatibility in *Theobroma cacao*.
A report on cacao research 1957-1958, TRINIDAD, 7-17.
- CORLEY, R. H. V. 1983.**
Potential productivity of tropical perennial crops.
Expl. agric. 19, 217-237.
- CUATRECASAS, J. 1964.** Cacao and its allies.
A taxonomic revision of the genus *Theobroma*.
Contributions from the US national herbarium, 35, 6.
- DAGNELIE, P. 1975.** Théories et méthodes statistiques, vol 2.
Les presses agronomiques de GEMBLOUX. (463 p).
- DE LA CRUZ, J et S SORIA V. 1973.**
Estudio de fluctuaciones de polinización del cacao por las mosquitas *Forcipomyia* spp. (Diptera, ceratopogonidae) en Palmira, Valle, Colombia.
Acta agronomica (Palmira), vol 23, 3.4, 1-17.
- DE NETTENCOURT, D. 1977.** incompatibility in angiosperms.
Monographs on Theoretical and Applied Genetics, 3,
Springer Verlag, BERLIN. (230 p).
- DE REFFYE, Ph ; J. P PARVAIS ; G MOSSU et P LUCAS. 1978.**
Influence des aléas de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. Modèle mathématique et simulation.
Café Cacao Thé (Paris), vol 22, n°4, 251-274.
- DE REFFYE, Ph ; J. P PARVAIS ; G MOSSU et P LUCAS. 1979.**
Influences des modalités de la pollinisation sur la récolte du cacaoyer.
7ème Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère,
DOUALA, CAMEROUN, 5-12 nov. 1979. (pp 545-552).
- DE REFFYE, PH ; J. P PARVAIS ; N COULIBALY et A GERVAIS. 1980.**
Etude de la pollinisation du cacaoyer à partir du trafic des insectes. *Café Cacao Thé* (Paris), vol 24, n°2, 83-100.
- DECAZY, B ; N COULIBALY ; G MOSSU et D PAULIN. 1985.**
L'action à long terme des traitements insecticides sur les conditions de pollinisation et sur la production du cacaoyer en Côte d'Ivoire. *Café Cacao Thé* (Paris), vol 29, n°2, 99-105.
- DESSART, P. 1961.**
Contribution à l'étude des Ceratopogonidae (Diptera).
Les *Forcipomyia* pollinisateurs du cacaoyer.
Bulletin agricole du Congo, 3, 525-540.

- DUBLIN, P. 1973.**
 Les "fèves plates": une nouvelle source d'haploïdie chez le cacaoyer (*Theobroma cacao*).
Café Cacao Thé (Paris), vol 17, n° 1, 25-36.
- EDWARDS, D. F. 1972.**
 Seasonal variations in pod and bean characters.
 Cocoa Research Institute (Tafo, GHANA), Annual report 1971-72, 172-174.
- EDWARDS, D. F. 1973.**
 Pollination studies on upper amazon cocoa clones in Ghana in relation to the production of hybrid seed.
Journal of horticultural science (London), 48, 247-259.
- EGBE, N. E and Y. A. O OLANIRAN. 1980.**
 Kola (*Cola nitida*) nutrition : the effect of boron deficiency on yield and yield components.
Café Cacao Thé (Paris), vol 24, n° 3, 189-193.
- ENGELS, J. M. M. 1983 (a).**
 A systematic description of cacao clones.
 I-The discriminative value of quantitative characteristics.
Euphytica (Wageningen), 32, n° 2 (377-385)
- ENGELS, J. M. M. 1983 (b).**
 A systematic description of cacao clones.
 II-The discriminative value of qualitative characteristics and the practical compatibility of the discriminative value of quantitative and qualitative descriptors.
Euphytica (Wageningen), 32, n° 2 (387-396).
- ENGELS, J. M. M. 1983 (c).**
 A systematic description of cacao clones.
 III-Relationships between clones, between characteristics and some consequences for the cacao breeding.
Euphytica (Wageningen), 32, n° 3, 719-733.
- ENGELS, J. M. M. 1985.** A systematic description of cacao clones.
 V-Quantitative genetic aspect of several fruit characters.
Café Cacao Thé (Paris), vol 29, n° 1, 3-9.
- ENRIQUEZ, G. A. 1985.** Curso sobre el cultivo del cacao.
 CATIE. TURRIALBA, COSTA RICA. (239 p).
- ENRIQUEZ, G. A et J SORIA V. 1967.** Cacao cultivars register.
 IICA, COSTA RICA.
- ENRIQUEZ, G et J SORIA V. 1968.**
 The variability of certain bean characteristics of cacao (*Theobroma cacao* L).
Euphytica (Wageningen), 17, (114-120).

- ENRIQUEZ, G. A et J SORIA V. 1979.**
 Selección temprana por vigor de plantulas de híbridos.
 7ème Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère,
 DOUALA, CAMEROUN, 5-12 nov. 1979. (pp 535-539).
- ENTWISTLE, P. F. 1972.** Pollination.
 in "Pests of cocoa", Longman, LONDON. (pp 448-473).
- ESKES, A. B ; M. A BEEK et H TOXOPEUS. 1977.**
 Variations and correlations of some pod and bean values in cacao
 (*Theobroma cacao* L.) with reference to the parental effect on
 fruit setting and bean number.
Turrialba (Costa Rica), vol 27, n° 2, 193-198.
- EVANS, L. T. 1975.** The physiological basis of crop yield.
 in "Crop physiology", Cambridge University Press, 327-355.
- GLENDINNING, D. R. 1960 (a).**
 The relationship between growth and yield in cocoa varieties.
Euphytica (Wageningen), 9, (351-355)
- GLENDINNING, D. R. 1960 (b):** discussion p 107.
 8ème conférence interaméricaine, TRINIDAD and TOBAGO.
- GLENDINNING, D. R. 1963.**
 The inheritance of bean size, pod size and number of beans per
 pod in cocoa (*Theobroma cacao* L), with a note on bean shape.
Euphytica (Wageningen), 12, n°3, (311-322).
- GOUET, J. P. 1974.**
 Les comparaisons de moyennes et de variances.
 Applications à l'agronomie.
 Bureau d'études statistiques de l'I.T.C.F, PARIS. (55 p).
- GUERS, J. 1971.**
 Influence de l'éclaircissement sur la morphologie et la
 physiologie des feuilles de cacaoyer (*Theobroma cacao* L.).
Café Cacao Thé (Paris), vol 15, n° 3, 191-200.
- GUPTA, U. C. 1979.** Boron nutrition of crops.
Advances in agronomy, vol 31, 273-307.
- GUSTAFSON, C. D et B. O BERGH. 1966.**
 History and review of studies on cross-pollination of avocados.
 California avocado society, yearbook 1966, vol 50, 39-49.

- HARDY, F. 1960.** Cacao manual.
Inter American Institute of Agricultural Sciences (IAIAS),
TURRIALBA, COSTA RICA. (395 p).
- HARVORD, G ; G. K MALIPHANT et F. W COPE. 1954.**
The effect of fertilizers, shade and spacing on flowering,
fruit-set and cherelle wilt. River estate,Trinidad.
A report on cacao research, TRINIDAD, 1954, 58-64.
- HELLER, R. 1985.** Physiologie végétale. Tome 2. Développement.
Masson, PARIS. (216 p).
- HERNANDEZ, B. J. 1965.**
Insect pollination of cacao (*Theobroma cacao* L.) in Costa Rica.
PhD thesis, University of Wisconsin. (168 p.)
- HESLOP-HARRISON, J et Y. 1970.**
Evaluation of pollen viability by enzymatically induced
fluorescence ; intracellular hydrolysis of fluorescein
diacetate.
Stain technology, vol 45, n° 3, 115-120.
- HOLLIDAY, P and R.E.D BAKER. 1953.**
The susceptibility of the ICS clones to witches' broom
disease at River Estate, Trinidad.
Rep. Cacao Res. 1945-1951, 119-121. Imperial College of
Agriculture, Ste AUGUSTINE, TRINIDAD.
- HURTADO, C. A. 1960.**
Efectos de la polinización controlada sobre la producción del
cacao.
8ème conférence interamericaine, TRINIDAD and TOBAGO. (pp 109-
115).
- HUTCHEON, W. V. 1976 (a).**
A framework for the physiology of cocoa (part 1).
Cocoa growers'bulletin (Bournville), n° 24, 5-11.
- HUTCHEON, W. V. 1976 (b).**
A framework for the physiology of cocoa (part 2).
Cocoa growers'bulletin (Bournville), n° 25, 5-10.
- HUTCHEON, W. V. 1981.**
Physiological studies on cocoa (*Theobroma cacao* L.) in
Ghana.
PhD thesis. University of Aberdeen. (599 p.)
- IRCC. 1982.**
Rapport annuel Côte d'Ivoire, tome III : Amélioration du
cacaoyer. IRCC Côte d'Ivoire.

- IRCC. 1983.**
Rapport annuel Côte d'Ivoire, tome III : Amélioration du cacaoyer. IRCC Côte d'Ivoire.
- IRCC. 1987.** IRCC Côte d'Ivoire. Rapport annuel 1987.
- IRCC. 1988 .** IRCC Côte d'Ivoire. Rapport annuel 1988.
- JACOB, V.J ; EGBE, N.E ; OKOLOKO, G.E. 1972.**
Abnormalities in vegetative and floral organs of *C. nitida* caused by boron deficiency.
Canadian Journal of Botany (Ottawa), 50, 381-383.
- JACOB, V. J et H TOXOPEUS. 1969.**
The effect of pollinator parent on the pod value of hand pollinated pods of *Theobroma cacao* L.
3ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, ACCRA, GHANA, 23-29 nov. 1969 (pp 556-559).
- JADIN, P. 1972.**
Etude de la fertilisation minérale des cacaoyers en Côte d'Ivoire à partir du diagnostic-sol.
Café Cacao Thé (Paris), vol 16, n° 3, 204-218.
- JADIN, P. 1976.**
Relation entre le potentiel chimique des sols de Côte d'Ivoire et la production des cacaoyers.
Café Cacao Thé (Paris), vol 20, n° 4, 287-296.
- JADIN, P et D PAULIN. 1987.**
Etude des facteurs de production liés à la biologie florale influencés par la fertilisation minérale et (ou) l'irrigation sur cacaoyers adultes.
10ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, SANTO DOMINGO, 17-23 mai 1987. (pp 253-258).
- JARVIS, B. C. 1988.**
Adventitious root formation with respect to auxin distribution.
in "Physiology and biochemistry of auxins in plants"
Proceedings of the symposium held at LIBLICE 1987.
Ed. Academia PRAHA. (pp 295-303).
- JARVIS, B. C ; A. H. N ALI et A. I SHAHEED. 1983.**
Auxin and boron relation to the rooting response and ageing of Mung bean cuttings.
New Phytologist, 95, (509-518)
- JARVIS, B. C ; S YASMIN, A. H. N ALI et R HUNT. 1984.**
The interaction between auxin and boron in adventitious root development.
New phytologist, 97, (197-204)

JIMENEZ, E. S. 1965.

Effect of suppression of boron and zinc from the root medium on the growth, flowering and fruit-bearing of adult cacao plants grown in hydroponic culture.

Cacao (Turrialba), vol 10 n° 3, 21-23.

KAUFMANN, T. 1975.

Cocoa pollination by males of *Forcipomyia squamipennis* (Diptera, Ceratopogonidae) in Ghana.

Tropical agriculture (Trinidad), 52, 1, 71-74.

KNIGHT, R et H. H ROGERS. 1955.

Incompatibility in *Theobroma cacao*.

Heredity, 9 , (69-77)

KNOKE, J. K ; S de J SORIA and R. K CHAPMAN. 1980.

Cacao pollination with spray equipment in Costa Rica.

Revista Theobroma (Ilhéus), 10 (4) (213-224).

LACHENAUD, Ph. 1984.

Une méthode d'évaluation de la production de fèves fraîches applicable aux essais entièrement randomisés.

Café Cacao Thé (Paris), vol 28, n°2, 21-30.

LACHENAUD, Ph. 1987 (a).

La plantation en "haies fruitières" : une technique permettant l'association avec les cultures vivrières et leur stabilisation.

10ème Conférence Internationale sur les Recherches

Cacaoyères, SANTO DOMINGO, 17-23 mai 1987. (pp 45-50).

LACHENAUD, Ph. 1987 (b).

L'association cacaoyer-bananier plantain. Etude de dispositifs.

Café Cacao Thé (Paris), n°3, 195-202.

LACHENAUD, Ph. 1991.

Effet de quelques variables saisonnières sur la relation entre poids de cabosse et poids de fèves fraîches chez le cacaoyer.

Bilan d'observations en Côte d'Ivoire.

Café Cacao Thé (Paris), vol 35, n° 2, 113-120.

LACHENAUD, Ph et G MOSSU. 1985.

Etude comparative de l'influence de deux modes de conduite sur les facteurs du rendement d'une cacaoyère.

Café Cacao Thé (Paris), vol 29, n° 1, 21-30

LACHENAUD, Ph et O SOUNIGO. 1991.

Production de semences de cacaoyer en Côte d'Ivoire : influence des proportions relatives des parents d'un champ semencier biclonal sur la quantité, la qualité et l'origine génétique des semences.

Café Cacao Thé (Paris), vol 35, n° 2, 105-112.

- LAFON, J-P ; C THARAUD-PRAYER et C LEVY. 1988.**
 Biologie des plantes cultivées. Tome II.
 Technique et documentation. Lavoisier. PARIS. (172 p).
- LANAUD, C. 1987 (a).**
 Origine génétique des plantes à phénotype maternel issues de croisements intra ou interspécifiques, de fèves plates ou de graines polyembryonnées, chez *Theobroma cacao* L.
Café Cacao Thé (Paris), vol 31, n° 1, 3-13.
- LANAUD, C. 1987 (b).**
 Nouvelles données sur la biologie du cacaoyer
 (*Theobroma cacao* L.)
 Thèse de doctorat d'état. Université de PARIS-sud. (106 p.)
- LANAUD, C. 1987 (c).**
 Doubled haploids of cocoa (*Theobroma cacao* L.)
 II-observation of monogenic and polygenic characters.
Plant breeding, 99, (196-202).
- LANAUD, C ; O SOUNIGO ; Y. K AMEFIA ; D PAULIN ; Ph LACHENAUD et D CLEMENT. 1987.**
 Nouvelles données sur le fonctionnement du système d'incompatibilité du cacaoyer et ses conséquences pour la sélection.
Café Cacao Thé (Paris), vol 31, n° 4, 267-277.
- LE PIERRES, D et F LE ROY. 1985.**
 Utilisation de l'air chaud produit par un climatiseur pour le séchage d'échantillons de café en Côte d'Ivoire.
 Centre Orstom. ADIOPODOUME, R.C.I, (633-73).
- LEWIS, D. H. 1980.**
 Boron, lignification and the origin of vascular plants - a unified hypothesis.
New Phytologist, 84, 209-229.
- LIABEUF, J. 1964.**
 Rapport annuel 1963-1964. Station du cacaoyer de NKOEMVONE.
 Document IRCC.
- LOCKWOOD, G. 1974.**
 Hybrid cocoa varieties in the eastern region of Ghana, present and future.
Cocoa growers'bulletin (Bournville), n° 21, 13-21.
- LOCKWOOD, G. 1977.**
 Studies on the effects of cross-incompatibility on the cropping of cocoa in Ghana.
Journal of horticultural science (London), 52, 113-126.

- LOCKWOOD, G. 1985.** Genetic resources and breeding in cocoa.
in " Cocoa production " LASS R.A and WOOD G.A.R edit.
World Bank technical paper n° 39.
- LOCKWOOD, G et D. F EDWARDS. 1980.**
Determination of pod and bean character in progeny trials with cocoa.
Tropical agriculture (Trinidad), vol 57, n° 4, 289-300.
- LOCKWOOD, G et GYAMFI M. M. O. 1979.**
The CRIG cocoa germplasm collection with notes on codes used in the breeding programme at TAFO and elsewhere.
CRIG technical bulletin n° 10.
- LOPEZ, O et G. A ENRIQUEZ. 1987.**
Herencia del peso seco y de la forma de la semilla de cacao.
10ème Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère,
SANTO DOMINGO, 17-23 mai 1987. (691-694).
- LOPEZ, O . G. A ENRIQUEZ ; J SORIA. 1988.**
Herencia del número de ovulos por ovario en *Theobroma cacao* L.
Turrialba (Costa Rica), vol 38, n° 3, 163-167.
- LOTODE, R et LACHENAUD Ph. 1988.**
Méthodologie destinée aux essais de sélection du cacaoyer.
Café Cacao Thé (Paris), vol 32, n° 4, 275-292.
- LOUE, A. 1961.**
Etudes des carences et déficiences minérales chez le cacaoyer.
IFCC, bulletin n° 1, avril 1961.
- LOUE, A. 1987.** Les oligo-éléments en agriculture.
SCPA Agri Nathan international, PARIS (339 p).
- LUCAS, P. 1975.**
Etude de la pollinisation du cacaoyer par l'emploi d'éléments marqués.
5ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères,
IBADAN, NIGERIA, 1-9 sept. 1975 (pp 134-144).
- LUCAS, P. 1981 (a).**
Amélioration des facteurs de production du cacaoyer :
modification des conditions de pollinisation.
8ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères,
CARTHAGENA, COLOMBIE, 18-23 oct. 1981 (pp 27-29).
- LUCAS, P. 1981 (b).**
Etude des conditions de pollinisation du cacaoyer au Togo.
Café Cacao Thé (Paris), vol 25, n° 2, 113-120.

- LUCAS, P et B DECAZY. 1981.**
Influence des traitements insecticides contre les mirides du cacaoyer sur les conditions de pollinisation.
Café Cacao Thé (Paris), vol 25, n° 1, 29-35.
- LUCKWILL, L. C. 1953.**
Studies of fruit development in relation to plant hormones.
I : hormone production by the developing apple seed in relation to fruit drop.
Journal of horticultural science (London), vol 28, 14-24.
- MARTIN, E. J. 1981.** Efectos de polinización controlada en cacao.
8ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères,
CARTHAGENA, COLOMBIE, 18-23 oct. 1981. (pp 57-60).
- MARTINSON, V. A. 1976.** Cytogenetics.
Annual report 1973-74, Cocoa Research Institute (TAFO),
GHANA. p 174-177.
- MASSAUX, F ; C TCHIENDJI ; C MISSE ; B DECAZY. 1976.**
Etude du transport du pollen de cacaoyer par marquage au ³²P.
Café Cacao Thé (Paris), vol 20, n° 3, 163-171.
- MC KELVIE, A. D. 1955.**
Cherelle wilt.
In : Annual Report of the West African Cocoa Research
Institute, 1954-55. LONDON.
- MC KELVIE, A. D. 1960.**
Cherelle wilt of cacao. 2 : wilt in relation to yield.
Journal of experimental botany, vol 11, n° 33, (413-424)
- MESTANZA, S. S et J LAINEZ C. 1970.**
The correction of boron deficiency in cacao in Ecuador.
Tropical agriculture (Trinidad), vol 47, n° 1, 57-61.
- MOSES, D. D et G. A ENRIQUEZ. 1979.**
Calibrating variates for yield of cocoa, as well as the
relationships of several cacao features with the environment.
7ème Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère,
DOUALA, CAMEROUN, 5-12 nov. 1979. (pp 51-55).
- MOSSU, G. 1980.**
Comportement de quelques clones en pollinisation manuelle.
Café Cacao Thé (Paris), vol 24, n° 2, 113-120.

- MOSSU, G ; D PAULIN et Ph DE REFFYE. 1981 (a).**
Influence de la floraison et de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer.
Café Cacao Thé (Paris), vol 25, n° 3, 155-168.
- MOSSU, G ; D PAULIN et Ph DE REFFYE. 1981 (b).**
Etude des conditions de floraison et de pollinisation sur les rendements du cacaoyer.
8ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, CARTHAGENA, COLOMBIE, 18-23 oct. 1981. (pp 37-44).
- MULLER, M. W ; A de F. S PINHO et P de T ALVIM. 1987.**
Efeito da polinização manual sobre a produção e fenologia do cacaueiro.
10ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, SANTO DOMINGO, 17-23 mai 1987. (pp 275-281).
- MUNTZING, A. 1947.**
Some observations on pollination and fruit setting in Ecuadorian cacao.
Hereditas, 33 (397-404).
- NAKAYAMA, L. H. I. 1989.**
Influencia de doses de boro e zinco no desenvolvimento e nutrição mineral do cacaueiro.
Agrotropica, 1(1), 34-38.
- NICHOLS, R. 1960.** Auxins of cacao and cherelle wilt.
8ème Conférence Interaméricaine, TRINIDAD and TOBAGO. (100-106).
- NICHOLS, R. 1965 (a).** Cherelle (fruit) wilt of cocoa.
Cocoa growers'bulletin (Bournville), n° 4, 10-13.
- NICHOLS, R. 1965 (b).**
Studies of fruit development of cacao (*Theobroma cacao*) in relation to cherelle wilt. 3 : effect of fruit-thinning.
Annals of botany, NS, vol 29, n° 114.
- OJENIYI, S. O et N.E EGBE. 1984.**
Boron-potassium-nitrogen fertilizer experiment on amazon cocoa in Nigeria : effect of boron on yield.
9ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, LOME, TOGO, 12-18 fév. 1984. (pp 189-192).
- OMOTOSO, T. I. 1975.**
Boron nutrition problems of cocoa in Nigeria.
5ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, IBADAN, NIGERIA, 1-9 sept. 1975. (pp 312-315).

- PARVAIS, J-P ; Ph DE REFFYE et P LUCAS. 1977.**
 Observations sur la pollinisation libre chez *Theobroma cacao* :
 analyse mathématique des données et modélisation.
Café Cacao Thé (Paris), vol 21, n° 4, 253-261.
- PAULIN, D. 1981.**
 Contribution à l'étude de la biologie florale du cacaoyer. Bilan
 de pollinisations artificielles.
Café Cacao Thé (Paris), vol 25, n° 2, 105-112.
- PAULIN, D. 1990.**
 Analyse d'essais d'hybrides de cacaoyers en Côte d'Ivoire pour
 la production, la vigueur et la sensibilité à la pourriture
 brune.
 Mémoire de D.E.A, Université de RENNES 1. (76 p)
- PAULIN D ; B DECAZY et N COULIBALY. 1983**
 Etude des variations saisonnières des conditions de
 pollinisation et de fructification dans une cacaoyère.
Café Cacao Thé (Paris), vol 27, n° 3, 165-175.
- PESSON, P. et J. LOUVEAUX. 1984.**
 Pollinisation et productions végétales. INRA. PARIS (638 p).
- PILBEAM, D. J. et E. A KIRKBY. 1983.**
 The physiological role of boron in plants.
Journal of Plant Nutrition, 6(7), 563-582.
- POLANIA, H. T. 1953.**
 Germinación del polen de cacao, crecimiento del tubo
 polínico y cuajamiento.
Acta agronomica (Palmira), vol 3, n° 1, 9-38.
- POSNETTE, A. F. 1944.** Pollination of cacao in Trinidad.
Tropical agriculture (Trinidad), vol 21, n° 6, 115-118.
- POSNETTE, A. F. 1945.** Incompatibility in Amazon cacao.
Tropical agriculture (Trinidad), vol 22, n° 10, 184-187.
- POSNETTE, A. F. 1950 .**
 The pollination of cacao in the Gold Coast.
Journal of horticultural science (London), 25, 155-163.
- POSNETTE, A. F et ENTWISTLE H. M. 1957.**
 The pollination of cocoa flowers.
 Proceedings ; Cocoa conference, LONDON, 1957. (pp 66-68).
- POUND, F. J. 1932 (a).** The genetic constitution of the cacao crop.
 1st annual report on cacao research, 1931. (Trinidad). (10-24).

- POUND, F. J. 1932 (b).** Studies of fruitfulness in cacao.
 1 : A note on the abscission of the flower
 2 : Evidence of partial sterility
 1st annual report on cacao research, 1931. (Trinidad).
 (24-28).
- POUND, F. J. 1933 (a).** The progress of selection.
 3rd annual report on cacao research (Trinidad), 25-27.
- POUND, F. J. 1933 (b).** The variability of budded cacao.
 3rd annual report on cacao research (Trinidad), 15-21.
- POUND, F. J. 1934 (a).** Studies of fruitfulness in cacao.
 7: Ovule loss at fertilization.
 4th annual report on cacao research (Trinidad), 26-32.
- POUND, F. J. 1934 (b).** The progress of selection.
 4th annual report on cacao research (Trinidad), 7-11.
- POUND, F. J. 1935.** The completion of selection.
 5th annual report on cacao research (Trinidad), 7-16.
- POUND, F. J et J DE VERTEUIL. 1934.**
 Studies of fruitfulness in cacao. 6 : First year observations in
 an experiment designed to test the gross effects of applications
 of nitrogen, potassium and phosphorus on the cacao tree.
 4th annual report on cacao research (Trinidad), 19-25.
- QUELLER, D. C. 1983.** Sexual selection in a hermaphroditic plant.
Nature (London), vol 305, n° 5936, 706-707.
- RAVEN, J. A. 1980.**
 Short and long distance transport of boric acid in plants.
New Phytologist, 84, 231-249.
- RAVINDRAN, P. N. 1977.**
In vitro germination and growth of cacao pollen.
Journal of plantation crops, 5 (2), 109-111.
- RESTREPO, H. P. 1953.** Frutos partenocarpicos en cacao.
Cacao en Colombia, vol 2, 155-161.
- RUINARD, J. 1961.**
 Variability of various pod characters as a factor in cacao
 selection.
Euphytica (Wageningen), 10, n° 2, (134-146).
- SHKOL'NIK, M. Y. 1974.**
 General conception of the physiological role of boron in plants.
 in "Physiology and biochemistry of cultivated plants"
 Translated from "*Fiziologiya Rastenii*", vol 21, 174-186.

SOETARDI, R. G. 1950.

The importance of insects for the pollination of *Theobroma cacao* L.

in "Archives of cocoa research", n° 2, 1983, pp 213-241,
translated from "Archief voor de Koffiecultuur, 17, (1)".

SORIA, J. 1969.

A preliminary report on experiments of hand pollination and fertilizers in cacao.

3ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères,
ACCRA (GHANA), 23-29 nov. 1969. (pp 608-613).

SORIA, S de J. 1970.

Studies on *Forcipomyia* spp midges (Diptera, Ceratopogonidae) related to the pollination of *Theobroma cacao* L.

Thèse Ph D, University of Wisconsin, (129 p).

SORIA, S de J. 1977.

Dinâmica populacional de *Forcipomyia* spp (Diptera, Ceratopogonidae) na Bahia, Brasil. II : Variáveis bióticas relacionadas com a polinização do cacaueiro.

Revista theobroma (Ilhéus), 7 (19-33).

SORIA, S de J et R. K CHAPMAN. 1984

The floral biology of cacao : 2. Observation on foraging activity of *Forcipomyia* midges.

Revista theobroma (Ilhéus), 14 (1), 53-59.

SORIA, V, J. 1978. The breeding of cacao (*Theobroma cacao* L.)

Tropical Agriculture research series (Yatabe), n° 11(161-168).

SORIA, V, J et O ESQUIVEL. 1970.

Relationship between precocity, growth and yield in cacao.

Turrialba (Costa Rica), vol 20, n°2, 193-197.

SPECTOR, J. 1964. Trace elements.

Annual report on cacao research 1963, I.C.T.A, TRINIDAD, 47-49.

STEPHENSON, A. G. 1981.

Flower and fruit abortion : proximate causes and ultimate functions.

Ann. Rev. Ecol. Syst. 12 (253-279).

SUBALI, S et I ABDULLAH. 1984.

Preliminary studies on cacao ovules in relation to bean number and bean size.

Cocoa and coconuts : progress and outlook. Edited by E. Pushparajah et Chew Poh Soon. KUALA LUMPUR. (pp 101-108).

- TAN, G. Y. 1990.**
Combining ability analysis of yield and its components in cacao.
Journal of the American Society for Horticultural Science (St Joseph), 115 (3), 509-512.
- TANG, P. M et R. K DELA FUENTE. 1986.**
The transport of indol-3-acetic acid in boron-and calcium-deficient sunflower hypocotyl segments.
Plant Physiology, vol 81, n° 2, 646-650.
- THIRION, F. 1950.** Le cacaoyer.
Ministère des colonies. Publication de la Direction de l'Agriculture et de l'Elevage, BRUXELLES. (79 p).
- TOLLENAAR, D. 1966.**
Boron deficiency in cacao, bananas and other crops on volcanic soils of Ecuador.
Neth. J. Agric. Sci. (Wageningen), Vol 14 n° 2, 138-151.
- TOLLENAAR, D. 1967.** Field symptoms of boron deficiency in cocoa.
Cocoa growers'bulletin (Bournville), n°8, 15-18.
- TOXOPEUS, H et V. J JACOB. 1970.**
Studies on pod and bean values of *Theobroma cacao* L.in Nigeria. 2 : Number of bean per pod, with special reference to the natural pollination process.
Neth. J. Agric. Sci. (Wageningen), 18, (188-194)
- TOXOPEUS, H et M WESSEL. 1970.**
Studies on pod and bean values of *Theobroma cacao* L.in Nigeria. 1 : Environmental effects on west african Amelonado with particular attention to annual rainfall distribution.
Neth. J. Agric. Sci. (Wageningen), 18, (132-139).
- UDOVIC, D. 1981.**
Determinants of fruit set in *Yucca whipplei* : reproductive expenditure vs pollinator availability.
Oecologia (Berlin), 48, (389-399).
- URQUHART, D. H. 1955.** Cocoa. Longman, LONDON.
- UTHAIAH, B. C et U. V SULLADMATH. 1985.**
Pod growth and its relation to cherelle wilt in cocoa (*Theobroma cacao* L.).
Journal of plantation crops, 13(2), 96-100.
- VALLE, R. R ; A.-A. F DE ALMEIDA and R. M. DE O. LEITE. 1990.**
Energy costs of flowering, fruiting, and cherelle wilt in cacao.
Tree Physiology, 6, 329-336.

- VALLECILLA, C. A. 1953.**
La germinación del polen de cacao y el crecimiento del tubo polínico en relación con los fertilizantes, sustancias activas y sustancias menores.
Acta agronomica (Palmira), vol 3, 3, 189-208.
- VAN DER KNAAP, W. P. 1955.**
Observations on the pollination of cacao flowers.
14th international horticultural congress, pp 1287-1293.
- VELLO, F. 1969.**
Observações sobre polinização do cacaueiro na Bahia.
3ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, ACCRA, GHANA, 23-29 nov. 1969. (pp 565-575).
- VELLO, F et I. F NASCIMENTO. 1971.**
Influência da origem do polen na produção do cacaueiro.
Revista theobroma (Ilhéus), 1-1, 7-14.
- VERA, J. B ; E MONGROJEVO J et M MOREIRA D. 1981.**
La polinización suplementaria y cortes en el tallo como practicas simples para incrementar los rendimientos en cacao.
8ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, CARTHAGENA, COLOMBIE, 18-23 oct. 1981. (pp 31-35).
- VILAIN, M. 1987.** La production végétale. Volume 1.
Technique et documentation, Lavoisier. PARIS. (416 p)
- VOELCKER, O. J. 1937.**
A note on the behaviour of cacao flowers after pollination and on the incidence of cherelle wilt.
7th Annual Report on Cacao Rresearch (Trinidad), 5-8.
- VOGEL, M. 1978.**
Existence d'un gradient morphogène au niveau des bourgeons végétatifs supérieurs des axes orthotropes chez le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). Apparition de la plagiotropie.
Café Cacao Thé (Paris), vol 22, n° 1, 13-30.
- VOS, H. C. C. A. A. 1948.** Germination of cacao pollen.
Chronica naturae, DEEL 104, AFL4, 99-101.
- WALL, J. R et C. F ANDRUS. 1962.**
The inheritance and physiology of boron response in the tomato.
American journal of botany (Baltimore), vol 49, (758-762).

- WELLENSIEK, S. J. 1932.**
 Observations on the flowering biology of cocoa.
 in "Archives of cocoa research", n° 2, 1983, pp 183-195,
 translated from "Archief voor de Koffiecultuur 6, 1932".
- WESSEL, M ; H TOXOPEUS. 1967.**
 Seasonal influence on pod and bean values of West African
 Amelonado cacao.
 2ème Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère,
 SALVADOR-ITABUNA (BAHIA), BRASIL, 19-25 nov. 1967. (pp 351-355).
- WINDER, J. A. 1977.**
 Recent research on insect pollination of cocoa.
Cocoa growers'bulletin (Bournville), n° 26, 11-19.
- WINDER, J. A. 1978.**
 Cocoa flowers diptera : their identity, pollinating
 activity and breeding sites.
 PANS, vol 24, 1, 11-19.
- WINDER, J. A et P SILVA. 1972.**
 Current research on insect pollination of cacao in Bahia.
 4ème Conference Internationale sur les Recherches Cacaoyères,
 STE AUGUSTINE, TRINIDAD, 8-18 janv. 1972. (pp 553-565).
- WOOD, G. A. R et R. A LASS. 1985.** Cocoa (4th edition).
 Tropical agriculture series, Longman, LONDON. (620 p)
- YOUNG, A. M. 1983.**
 Seasonal differences in abundance and distribution of
 cocoa-pollinating midges in relation to flowering and
 fruit set between shaded and sunny habitats of the La
 Lola farm in Costa Rica.
Journal of applied ecology, 20, (801-831).
- YOUNG, A. M. 1986.** Cocoa pollination.
Cocoa growers'bulletin (Bournville), n° 37, 5-23.
- ZAMORA, P. M ; N. M ORLIDO and J. M CAPINPIN. 1960.**
 Ontogenetic and embryological studies in *Theobroma cacao* L.
Philippine agriculturist, n° 10, 613-636.

<p>ANNEXES TABLEAUX ET FIGURES.</p>
--

CAMPAGNE	DISPOSITIF	DESCENDANCE HYBRIDE					
		UPA 409 X SNK 109			IFC 705 X IFC 5		
		S	T	Pf	S	T	Pf
1	A	772	908	100,9	778	876	106,1
	B	630	874	111,2	525	630	109,4
	T	224	504	112,9	352	435	106,8
2	A	690	867	112,6	617	756	107,9
	B	660	863	119,2	710	838	108,4
	T	329	710	121,8	337	418	106,2
3	A	573	707	104,5	626	762	105,4
	B	458	749	125,5	474	566	111,4
	T	217	463	119,3	172	231	102,3

Tableau 6A: Récoltes annuelles pour 10 arbres dans 3 dispositifs agronomiques différents, pendant trois campagnes. D11/5 DIVO, récoltes du 01/09/85 au 09/03/88.

(S = cumul annuel des cabosses saines, T = cumul annuel des cabosses totales, Pf = poids moyen de fèves fraîches par cabosse, en grammes).

CAMPAGNE	DISPOSITIF	N	\bar{n}
1	A	651	37,81
	B	712	40,37
	T	319	40,96
2	A	728	40,75
	B	453	43,95
	T	308	41,78
3	A	527	40,60
	B	564	42,47
	T	299	41,29

Tableau 7A : Cumuls des cabosses saines récoltées sur 10 arbres (N) et nombres moyens de graines par cabosse (\bar{n}), dans 3 dispositifs agronomiques, pendant 3 campagnes (récoltes principales de 1984 à 1987) pour la descendance hybride IFC 705 x IFC 5. (D11/5 DIVO).

Parcelle	Clone ♀	Pollen	F	T	%
Ei 1	T79/416	T79/416 IFC306 IFC306 + T79/416	40 53 100	2 19 37	5,0 35,8 37,0
Ei 3	UPA402	UPA402 UF676 UF676 + UPA402	42 93 123	1 12 19	2,4 12,9 15,4
Ei 4	UPA409	UPA409 IFC1 IFC1 + UPA409	40 80 108	0 39 33	0,0 48,7 30,5
Ei 5	UPA603	UPA603 UF667 UF667 + UPA603	43 53 120	1 20 20	2,3 37,7 16,7
Ei 6	UPA405	UPA405 IFC412 IFC412 + UPA405	40 54 100	2 10 18	5,0 18,5 18,0
Ei11	UPA419	UPA419 IFC1 IFC1 + UPA419	42 42 100	0 15 8	0,0 35,7 8,0
Gi 5	UPA608	UPA608 IFC412 IFC412 + UPA608	40 56 102	2 25 50	5,0 44,6 49,0

Tableau 12A : Résultats de diverses pollinisations contrôlées chez 7 clones "femelles". (champs semenciers, DIVO, juillet à septembre 1987).

- F = nombre de fleurs pollinisées,
- T = nombre de cabosses totales récoltées,
- % = pourcentage (T/F x 100).

Clone ♀	Pollen	(a)	(b)	(b/a)	Cabosses formées
T79/416	IFC 306	27	4	0,148	23
	IFC 306+T79/416	53	9	0,169	44
UPA 402	UF 676	13	1	0,076	12
	UF 676+UPA 402	23	3	0,130	20
UPA 409	IFC 1	41	2	0,048	39
	IFC 1 + UPA 409	43	8	0,186	35
UPA 603	UF 667	29	7	0,241	22
	UF 667+UPA 603	31	11	0,354	20
UPA 405	IFC 412	35	13	0,371	22
	IFC 412+UPA 405	33	5	0,151	28
UPA 419	IFC 1	36	15	0,416	21
	IFC 1 + UPA 419	25	13	0,520	12

Tableau 15A : Incidence du flétrissement des jeunes fruits, en pollinisation contrôlée avec du pollen compatible et un mélange de pollens compatible et incompatible, chez 6 clones "femelles". Pour chaque clone ♀ toutes les pollinisations ont été réalisées le même jour. (Champs semenciers, DIVO 1987, chiffres non disponibles pour UPA 608).

a = Nombre de nouaisons à dix jours,
b = Nombre de fruits flétris entre dix jours et deux mois,
b/a = Intensité du flétrissement.

Clone	Parcelle	Date	Nombre cabosses	\bar{n}	\bar{o}	Fertilité apparente	%fèves plates
NA32	D11/2	12/87	200	38,58	59,35	0,65	2,71
SCA6	G 8	12/87	200	38,30	55,35	0,69	1,49
UPA 402	D11/2	12/87	108	32,33	52,70	0,61	3,98
	Ei 3	1/88	200	34,31	54,20	0,63	2,19
	Ei 3	2/88	200	30,51	54,20	0,56	4,13
UPA 409	Ci 1	3/87	501	31,11	63,15	0,49	3,15
		11/87	168	35,78	63,15	0,57	2,26
		12/87	150	27,62	63,15	0,44	6,30
		1/88	150	27,78	63,15	0,44	4,18
		2/88	150	26,34	63,15	0,42	2,39
		12/87	200	37,57	61,95	0,61	2,58
	Ei 4	12/87	200	37,57	61,95	0,61	2,58
UPA 413	D13/4	12/87	200	39,65	54,15	0,73	1,20
	D11/2	12/87	200	40,04	54,95	0,73	1,40
T16/613	D13/4	12/87	200	45,53	51,80	0,88	0,67
IFC 5	D11/2	12/87	200	40,27	44,56	0,90	1,25
	D13/4	12/87	200	41,35	45,35	0,91	0,94
	G 8	12/87	200	41,83	46,20	0,91	0,92
	A18/2	4/88	200	39,74	43,90	0,91	1,19
UF 667	G 8	12/87	200	35,21	43,05	0,82	1,10
	Ei 5	2/88	200	36,49	45,00	0,81	0,40
ICS 95	D11/2	12/87	200	38,27	44,55	0,86	1,05

Tableau 17A : Résultats globaux pour les clones étudiés.

avec : \bar{n} = nombre moyen de graines par cabosse,
 \bar{o} = nombre moyen d'ovules par ovaire,
Fertilité apparente = \bar{n} / \bar{o}

Clone	Parcelle	Date	n		o	
			σ	CV	σ	CV
NA 32	D11/2	12/87	10,80	0,28	3,53	0,06
SCA 6	G 8	12/87	12,35	0,32	4,45	0,08
UPA 402	D11/2 Ei 3	12/87	11,79	0,36	3,85	0,06
		1/88	13,09	0,38	4,30	0,08
		2/88	12,22	0,40	4,30	0,08
UPA 409	Ci 1	3/87	12,21	0,39	3,80	0,06
		11/87	12,98	0,36	3,80	0,06
		12/87	13,26	0,48	3,80	0,06
		1/88	12,63	0,45	3,80	0,06
		2/88	12,25	0,46	3,80	0,06
		12/87	12,28	0,37	3,88	0,06
	Ei 4	12/87	12,28	0,37	3,88	0,06
UPA 413	D13/4	12/87	9,84	0,25	5,17	0,09
	D11/2	12/87	9,38	0,23	4,35	0,08
T16/613	D13/4	12/87	5,96	0,13	3,66	0,07
IFC 5	D11/2	12/87	4,88	0,12	2,12	0,05
	D13/4	12/87	3,69	0,09	3,60	0,08
	G 8	12/87	3,52	0,08	3,83	0,08
	A18/2	4/88	4,06	0,10	3,78	0,09
UF 667	G 8	12/87	6,32	0,18	3,68	0,08
	Ei 5	2/88	9,24	0,25	3,96	0,09
ICS 95	D11/2	12/87	4,93	0,13	4,15	0,09

Tableau 22A : Comparaison des écart-types (σ) et coefficients de variation (CV) des nombres d'ovules par ovaire (o) et des nombres de graines par cabosse (n) pour les clones étudiés, en pollinisation libre.

Clone	Parcelle et periode		% de fleurs pollinisées		% fleurs survivantes à six jours
			Par des grains épars	Par des amas de pollen	
UPA 603	A 21	12/87	14,0	3,0	0,0
	Ei 5	12/87	12,0	3,0	1,1
IFC 5	D13/4	3/88	10,0	0,6	0,3
		5/88	10,0	11,1	5,1
		6-7/88	14,2	7,7	4,4
A1-214-9	D13/4	3/88	7,3	1,3	0,3
		6/88	19,2	10,2	13,3
		7/88	17,1	5,9	1,2

Tableau 24A : Survie des fleurs à 6 jours chez 3 clones, en fonction des conditions de pollinisation :

- grains épars : de 1 à 39 grains,
- amas : ≥ 40 grains.

	Classes (en nombre de grains de pollen)			
	0	1 - 15	16 - 39	≥ 40
Avant chute	84	13	2	1
Après chute	66	27	0	7

Tableau 25A : Nombres de fleurs pollinisées, en 4 classes, avant et après une chute artificielle provoquée, pour 100 fleurs dans chaque cas (clone A1-214-9).

Clones	Date	Nombre de fleurs étudiées	
		sur arbre	détachées
IFC 5	mai 1988	179	169
A1-214-9	juin 1988	156	154
IFC 5	juin 1988	155	126
A1-214-9	juil.1988	152	151

Tableau 26A : Descriptif des expériences concernant la pollinisation des fleurs détachées des arbres.

Période	Clones	Effectifs étudiés	Taux de germination	Observations
Janvier février	SCA 6 UPA 409 IFC 1	> 5000 > 5000 > 5000	ε ε ε	Très forte sécheresse (Harmattan)
Mars	SCA 6 UPA 409 IFC 1	174 1393 1664	0,75 0,56 0,73	Début des pluies et de la floraison
Juin	SCA 6 UPA 409 IFC 1	1153 1479 1785	0,97 0,88 0,66	Saison des pluies, pic de floraison

Tableau 29A : Taux de germination de trois pollens.
(Année 1988). (ε = valeurs négligeables)

Clone	Date	T (ppm MS)	T2 (ppm MS)	P (g frais)	P2 (g frais)	T1 (ppm MS)
IFC 1	4/89	25,2	25,3	10,53	9,67	24,07
UPA 409	4/89	18,8	17,7	10,47	9,57	30,49
UPA 409 (*)	8/89	20,0	19,0	19,37	17,77	31,11
UPA 409 (*)	9/89	19,0	18,0	18,24	15,22	24,03

Tableau 30A : Teneurs en bore des fleurs et des stigmates
de deux clones, pour 250 fleurs, ou 300 (*).

- T, T2 : valeurs analysées,
- T1 : valeurs calculées.
- P : poids des fleurs entières fraîches,
- P2 : poids des fleurs sans les styles.

Parcelle	Dates	Matériel	Fleurs ouvertes	Fleurs nouées	% de fleurs nouées
D9 Soleil	01/05/81	UF 676	88135	114	0,12
D9 Ombre	au 31/07/81	X UPA 402	49540	216	0,43
D 11/5					
A	01/03/85	IFC 705	11348	26	0,22
B	au	X	9363	10	0,10
T	31/08/85	IFC 5	18360	41	0,22
D 11/5					
A	06/04/87	IFC 705	6262	12	0,19
B	au	X	11386	15	0,13
T	31/08/87	IFC 5	4511	6	0,13
D 13/4					
	01/04/88	IFC 5	9855	46	0,46
	au 31/08/88	T60/887	22978	24	0,10

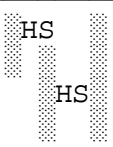
Tableau 33A : Pourcentages de fleurs nouées tombées dans diverses situations.

Date	Nombre moyen de graines par cabosse	Poids moyen de fèves fraîches par cabosse (g)	Poids moyen d'une fève (g)
11/87	35,78	129,32	3,61
12/87	27,62	91,99	3,33
01/88	27,78	72,66	2,61
02/88	26,34	—	—

Tableau 34A : Variations de trois caractères de fruits et de graines chez le clone UPA 409, observées pendant la récolte principale 1987-1988 en Cil à DIVO.

Récolte	Jour	Poids moyen de fèves fraîches par cabosse (g)	Cumul des pluies (mm) 5 mois	Cumul des pluies (mm) 6 mois
10/83	34	84,75	452,7	500,1
11/83	65	103,75	388,3	594,6
12/83	97	95,50	304,2	483,1
01/84	127	107,50	358,0	379,0
04/84	231	60,00	419,0	591,2
06/84	278	77,25	629,8	704,6
09/84	24	108,57	783,2	900,6
10/84	52	113,50	922,7	1095,9
11/84	77	98,25	799,4	1017,7
12/84	108	100,00	558,9	810,1
01/85	139	94,00	449,9	573,0
02/85	171	90,00	404,5	486,5
03/85	199	99,50	236,4	496,5
04/85	234	79,00	252,8	343,5
06/85	279	83,25	545,5	558,0
09/85	12	121,75	861,0	916,5
10/85	31	102,00	801,7	953,2
10/85	54	109,00	734,8	941,9
11/85	80	114,50	570,3	858,3
12/85	114	98,50	510,7	583,9
01/86	139	103,00	361,1	510,2
02/86	174	95,50	301,1	358,8
03/86	199	87,00	239,3	372,6
04/86	226	83,00	294,0	390,4
05/86	257	94,00	381,4	424,5

Tableau 35A : Variations mensuelles du poids moyen de fèves fraîches par cabosse et cumuls pluviométriques pendant les 5 et 6 mois précédents, observés à DIVO. Les poids moyens sont déterminés à partir d'échantillons de 200 cabosses de descendance hybrides en mélange.

Par- celle	Traitement	Hybride	Nombre de cabosses	\bar{n}	Signifi- cation
D 9	A (*)		1606	27,97	
	B1	UF 676	2297	31,09	
	B2	X UPA 402	2302	29,00	
A4/3	Haie Témoin	Mélange	1580 1159	33,59 33,89	NS
D11/5	A (**)	UPA 409	252	37,86	NS
	B	X	692	39,79	
	T	IFC 371	253	38,36	
D11/5	A	IFC 705	2940	40,18	HS
	B	X	2694	42,64	
	T	IFC 5	1206	41,30	

(*) A : Ombrage sans engrais,
B1 : Sans ombrage avec engrais,
B2 : Sans ombrage sans engrais.

(**) A : Haies simples (6 m x 2,5 m),
B : Haies jumelées (3 m + 9 m) x 2,5 m,
T : Témoin classique (3 m x 2,5 m).

Tableau 37A : Comparaison des nombres moyens de graines par cabosse (\bar{n}) dans différentes conditions culturales et dans plusieurs parcelles.

	N	NP	Pol	Mat	PM	PTF	PTS	PTE
N	1							
NP	-	1						
Pol	-	0,380	1					
Mat	-0,327	-	-	1				
PM	-0,446	-	0,340	-	1			
PTF	0,916	-	-	-0,399	-	1		
PTS	0,918	-	-	-0,393	-	0,980	1	
PTE	0,918	-	-	-0,373	-	0,981	0,995	1

Tableau 40A : Matrice des coefficients de corrélation pour différentes variables étudiées sur 48 cabosses du clone SCA 6 :

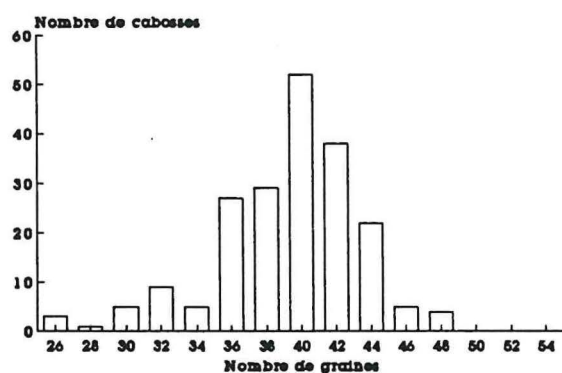
- N = nombre de graines,
- NP = nombre de "fèves plates",
- pol = date de pollinisation (manuelle),
- Mat = durée de maturation,
- PM = poids moyen d'une fève séchée,
- PTF = poids total de fèves fraîches,
- PTS = poids total de fèves séchées,
- PTE = poids total de fèves étuvées.

(Ne sont indiquées que les valeurs significatives ; les seuils de signification pour 46 ddl sont de 0,368 à 1 % et de 0,285 à 5 %).

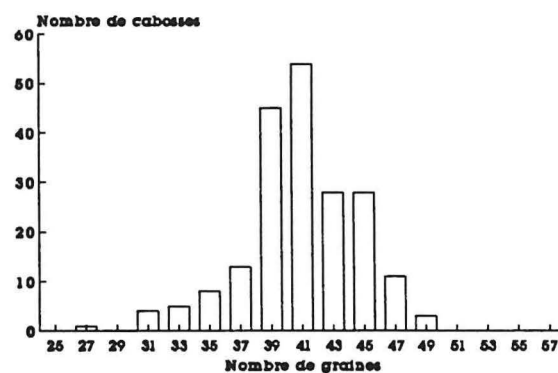
Auteurs	Nombre de grains de pollen sur les styles		
	0	>35	>50
PARVAIS <i>et al.</i> (1977)			
Bingerville	0,682	0,027	
Divo	0,764	0,020	
DE REFFYE <i>et al.</i> (1978)	0,668	0,025	
DE REFFYE <i>et al.</i> (1980)			
Bingerville	0,600		0,067
Bingerville	0,490		0,074
Divo	0,730		0,028
LUCAS <i>et</i> DECAZY (1981)	0,610		0,037
	0,716		0,029
	0,590		0,039
LUCAS (1981, b)	0,429		0,172

Tableau 46A : Taux de fleurs pollinisées observés par différents auteurs, pour 3 classes de pollinisation.

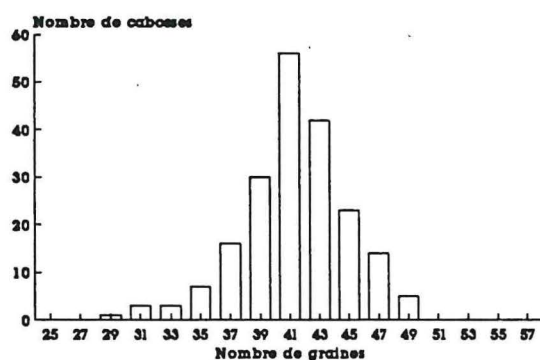
IFC 5 (F.L).
A 18/2 4/88



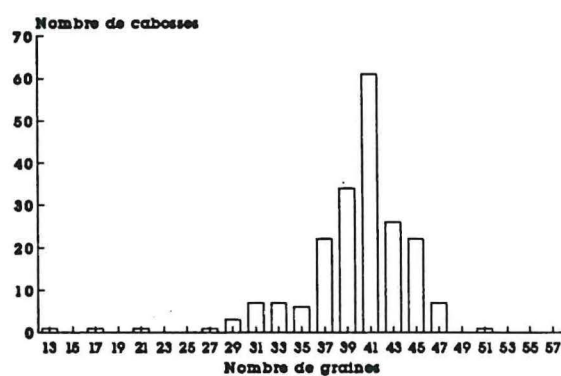
IFC 5 (F.L).
D 13/4 12/87



IFC 5 (F.L).
G 8 12/87

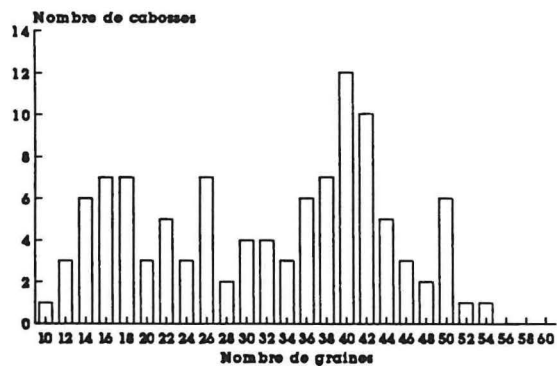


IFC 5 (F.L).
D 11/2 12/87

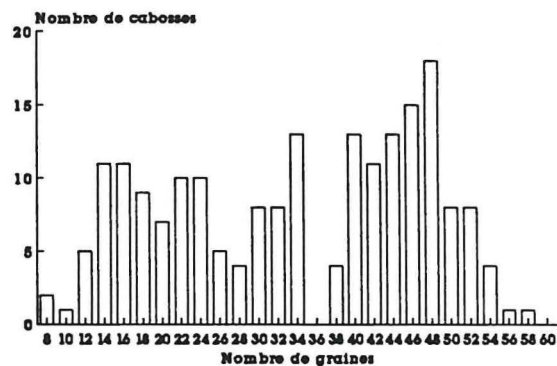


- FIGURE 5A : Histogrammes du nombre de graines par cabosse, pour différents clones dans quelques parcelles de DIVO.

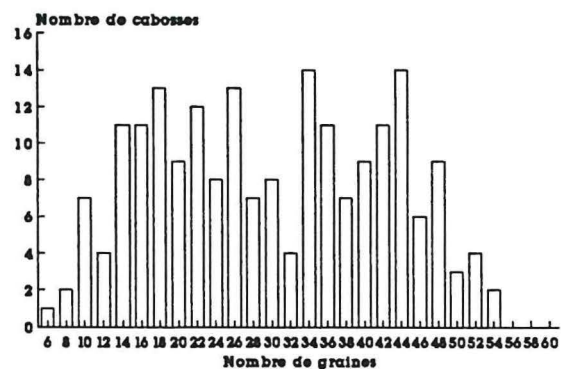
UPA 402 (F.L).
D 11/2 12/87



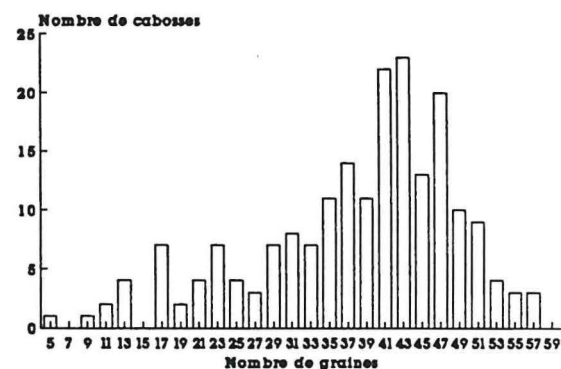
UPA 402 (F.L).
E1 3 1/88



UPA 402 (F.L).
E1 3 2/88

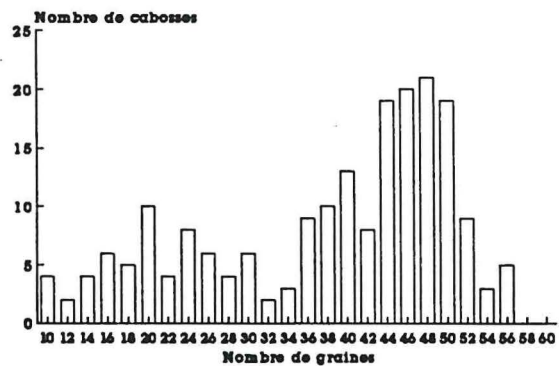


NA 32 (F.L).
D 11/2 12/87

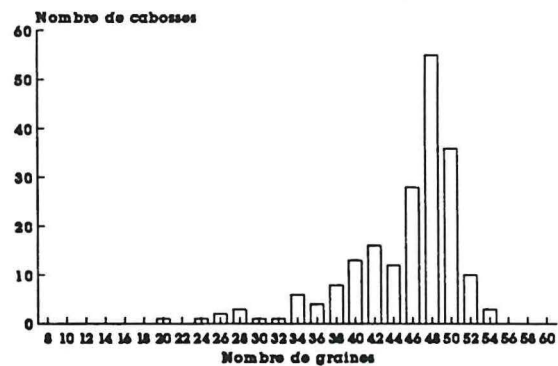


- FIGURE 5A : suite.

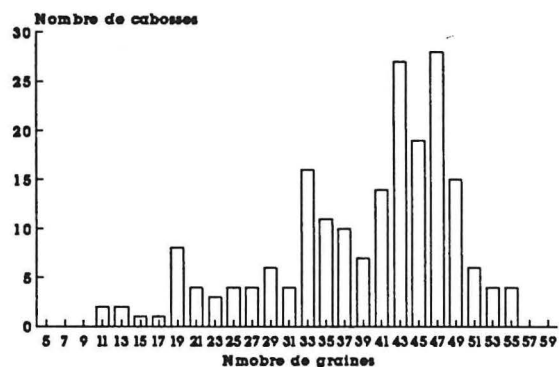
SCA 6 (F.L).
G 8 12/87



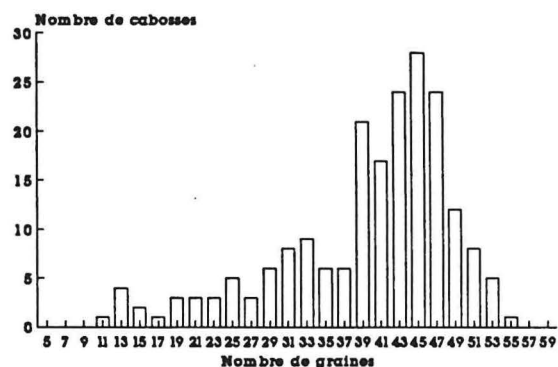
T 16/613 (F.L).
D 13/4 12/87



UPA 413 (F.L).
D 13/4 12/87

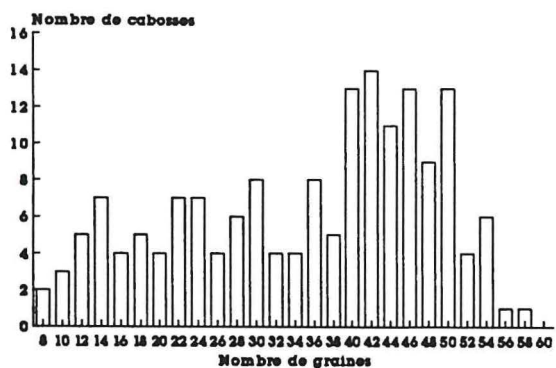


UPA 413 (F.L).
D 11/2 12/87

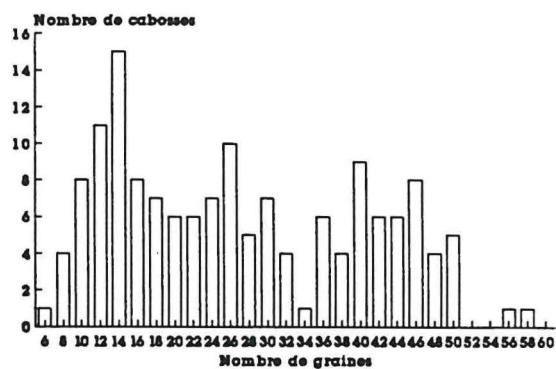


- FIGURE 5A : suite.

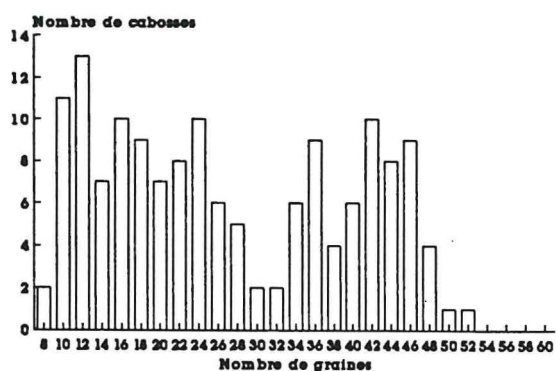
UPA 409 (F.L).
C1 1/1 11/87



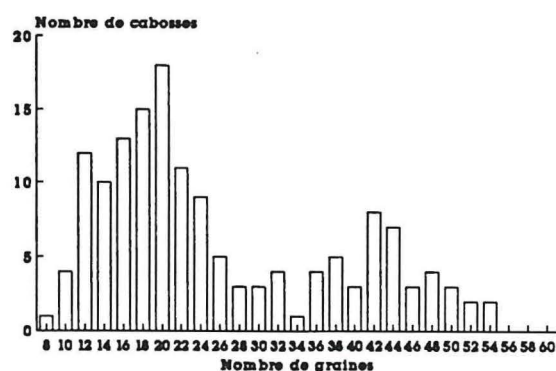
UPA 409 (F.L).
C1 1/1 12/87



UPA 409 (F.L).
C1 1/1 1/88

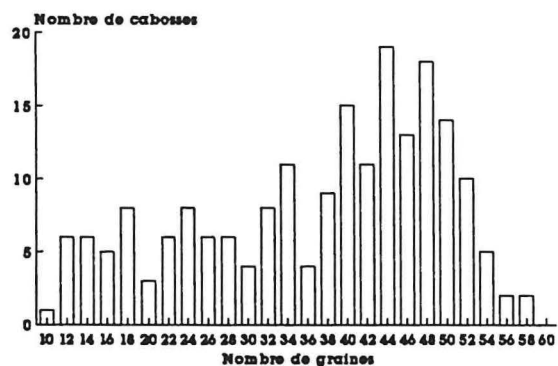


UPA 409 (F.L).
C1 1/1 2/88

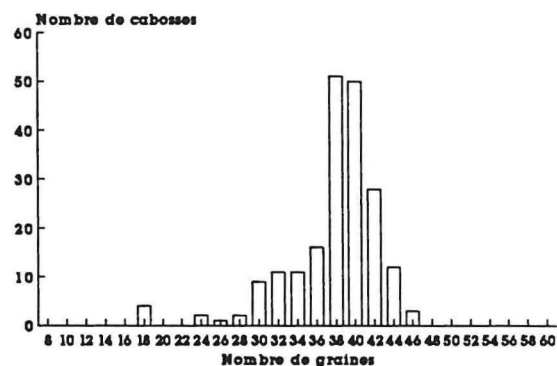


- FIGURE 5A : suite.

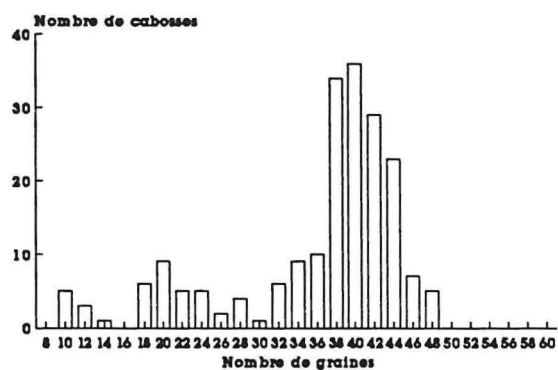
UPA 409 (F.L).
E1 4 12/87



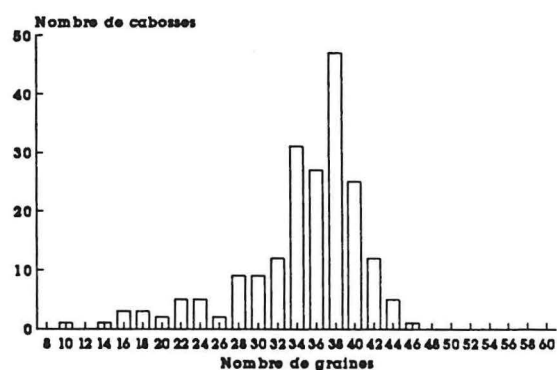
ICS 95 (F.L).
D 11/2 12/87



UF 667 (F.L).
E1 5 2/88

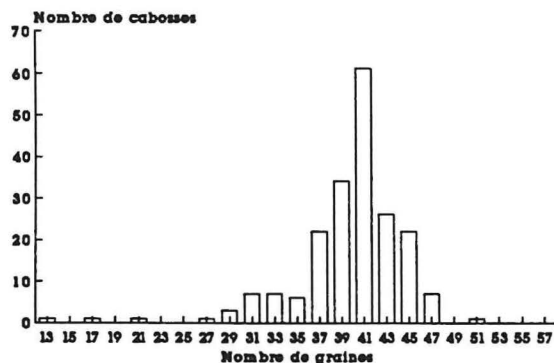


UF 667 (F.L).
G 8 12/87

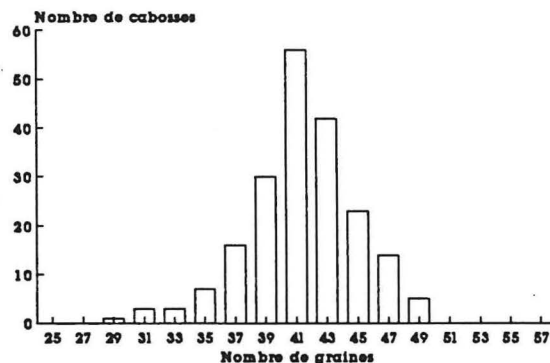


- FIGURE 5A : suite.

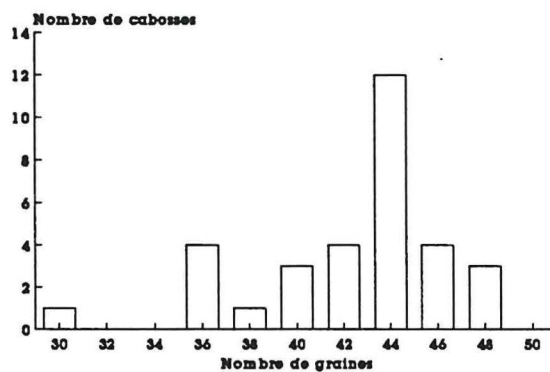
IFC 5 (F.L.)
D 11/2 12/87



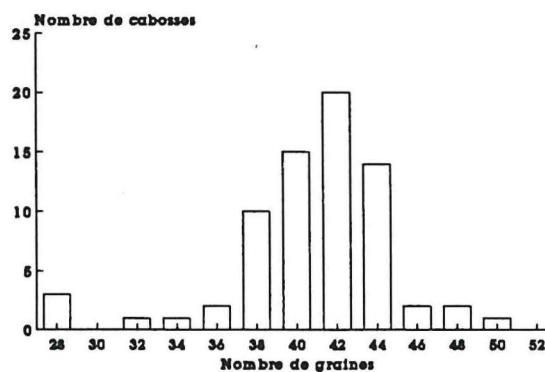
IFC 5 (F.L.)
G 8 12/87



IFC 5 X IFC 5
D 11/2 12/87

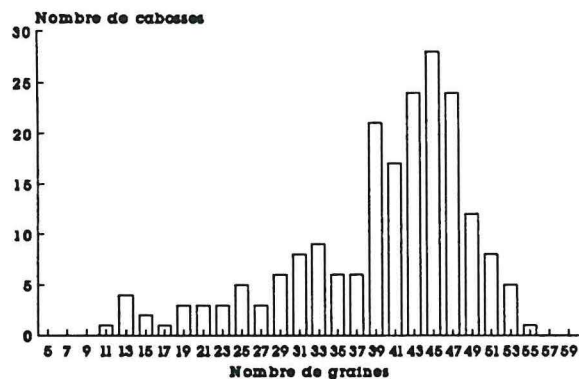


IFC 5 X UF 667
G8 12/87

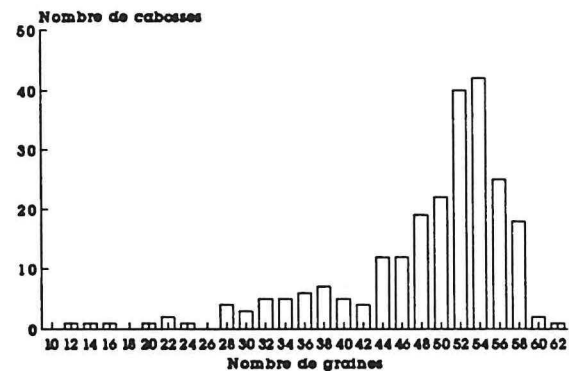


- FIGURE 10A : Histogrammes du nombre de graines par cabosse chez différents clones. Rôle de l'origine génétique du pollen.

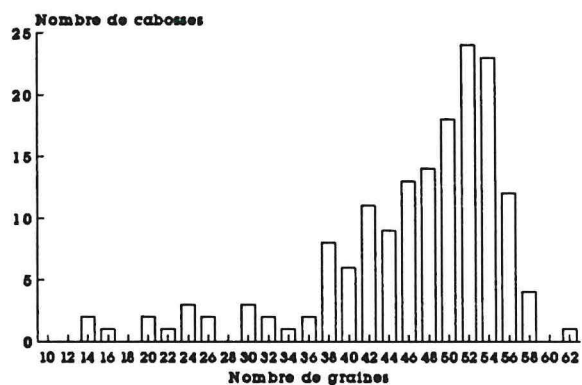
UPA 413 (F.L.)
D 11/2 12/87



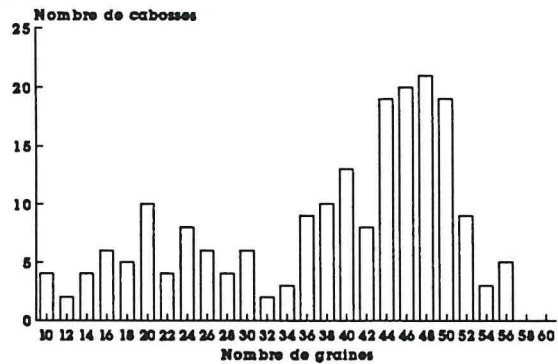
UPA 413 X IFC 5
D 11/2 1/88



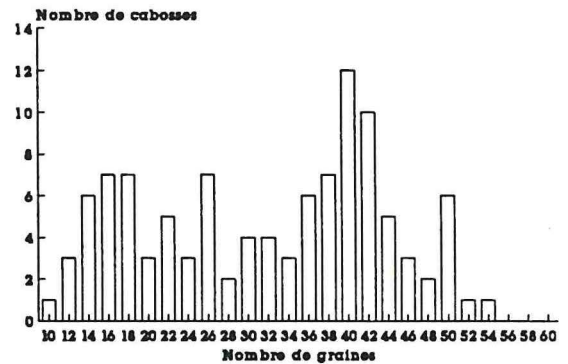
UPA 413 X (UPA 413+IFC 5)
D 11/2 1/88



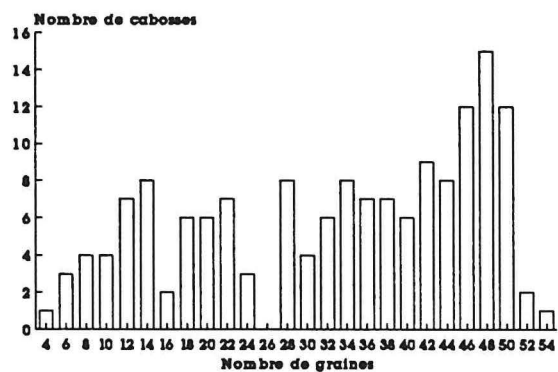
SCA 6 (F.L).
G 8 12/87



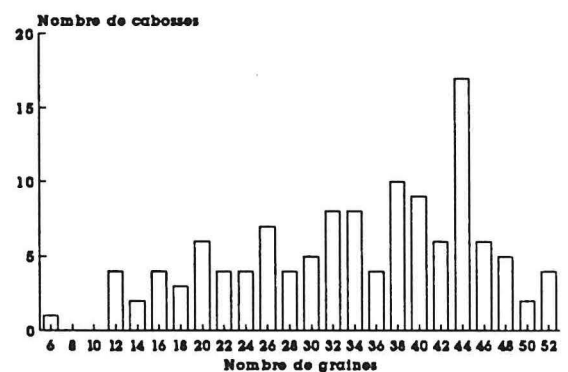
UPA 402 (F.L).
D 11/2 12/87



SCA 6 X UF 667
G 8 12/87

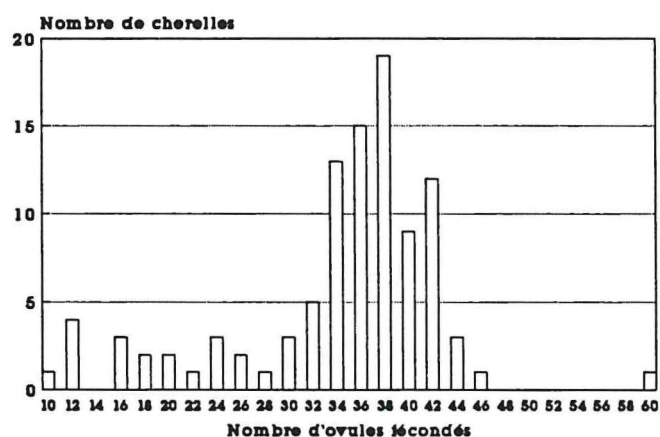


UPA 402 X IFC 5
D 11/2 12/87

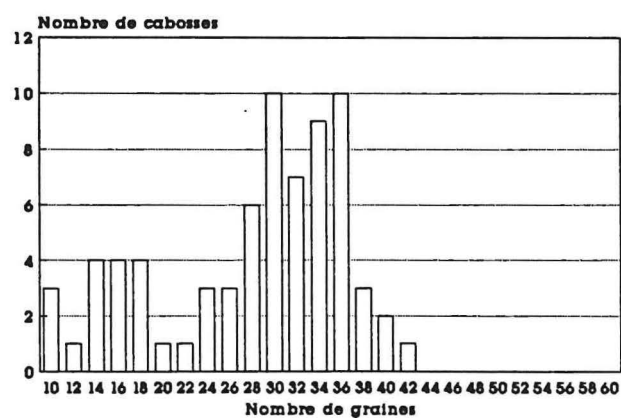


- FIGURE 10A : suite.

Cherelles flétries



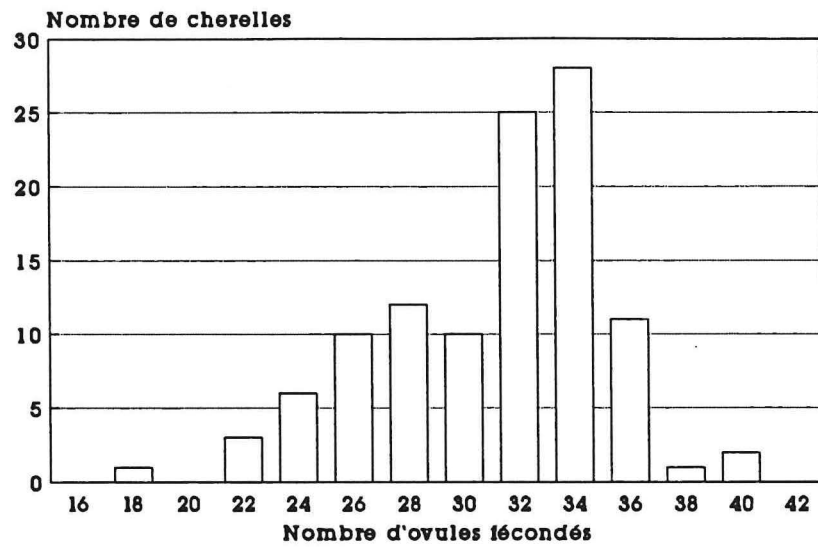
Cabosses récoltées



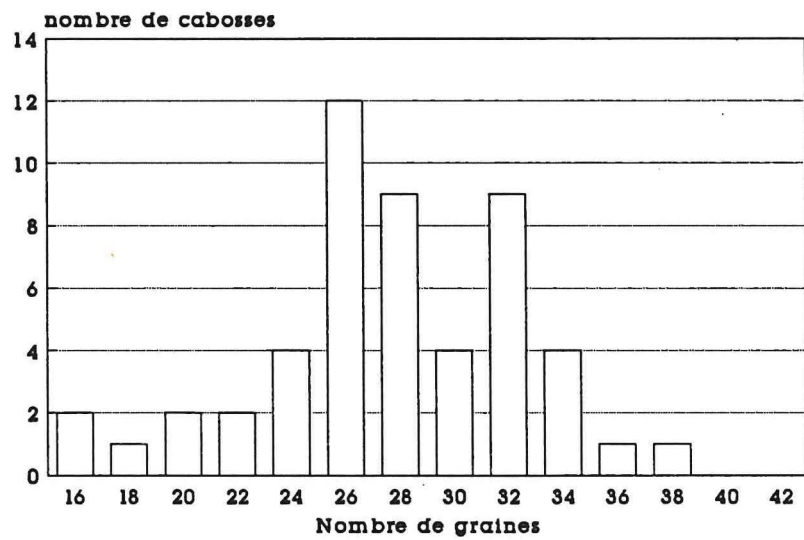
ARBRE A

- FIGURE 11A : Histogrammes du nombre d'ovules fécondés par cherelle flétrie et du nombre de graines par cabosse observés sur 2 arbres (A et B).

Cherelles flétries



Cabosses récoltées

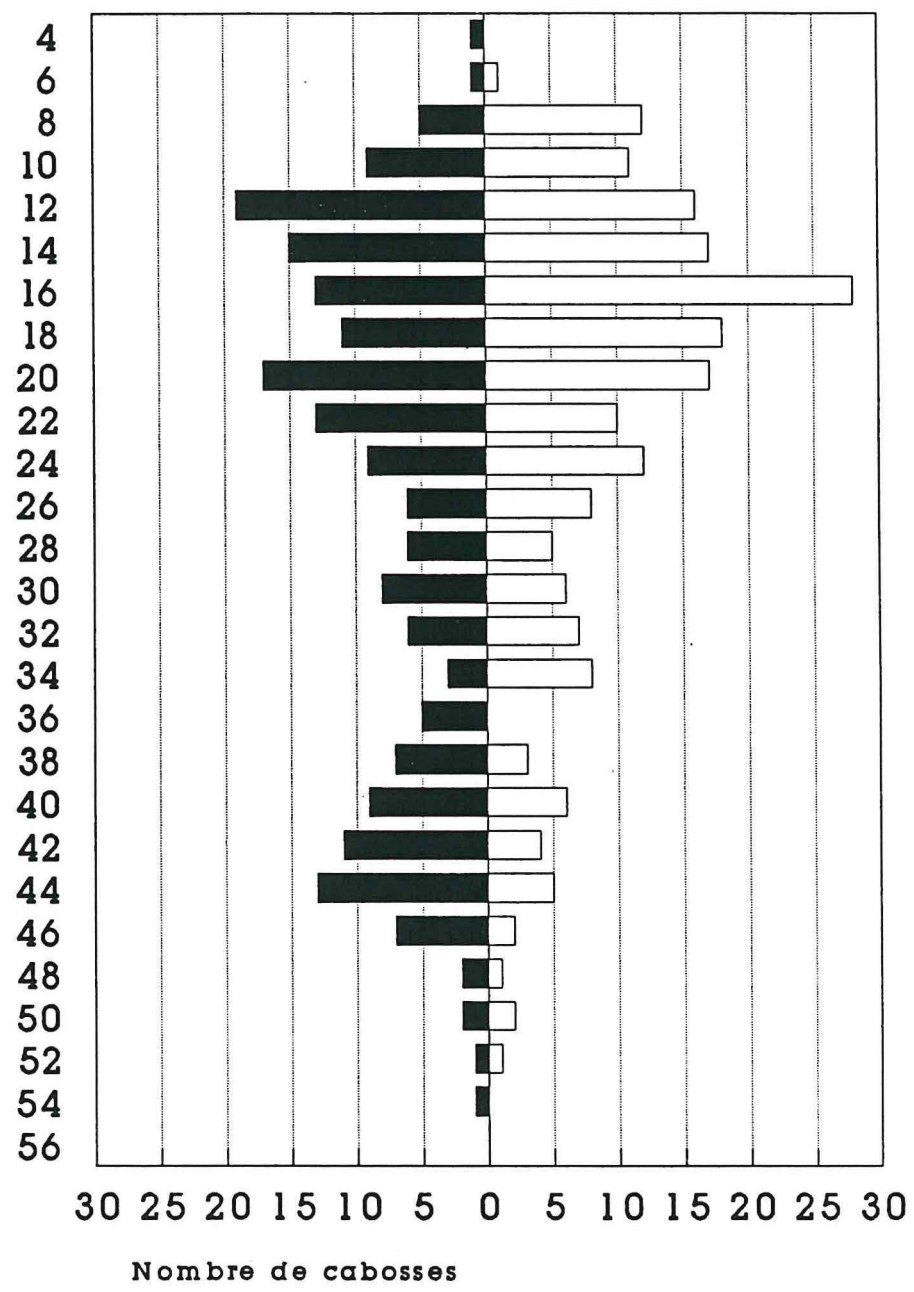


ARBRE B

- FIGURE 11A : suite.

TRONCS
 BRANCHES

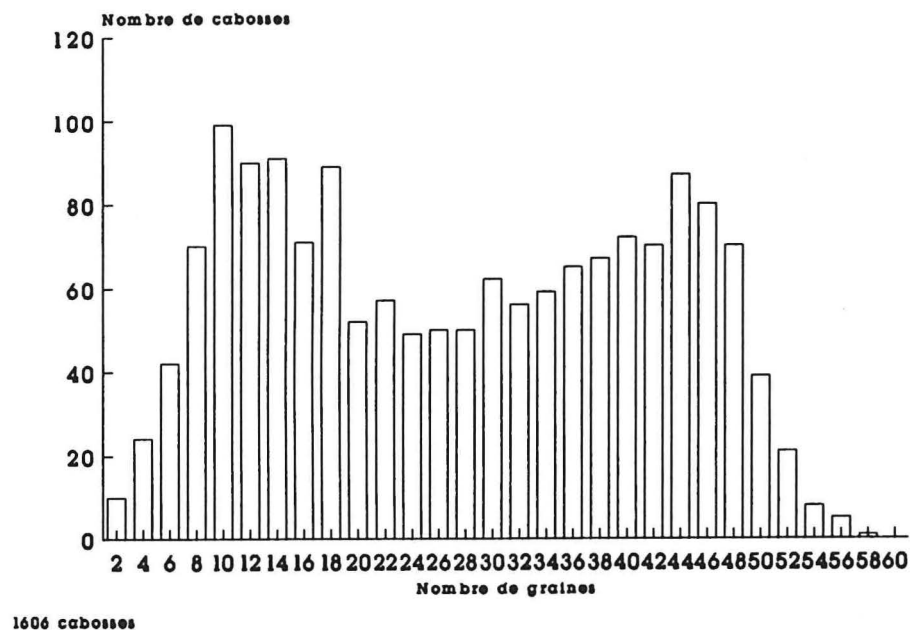
Nombre de graines



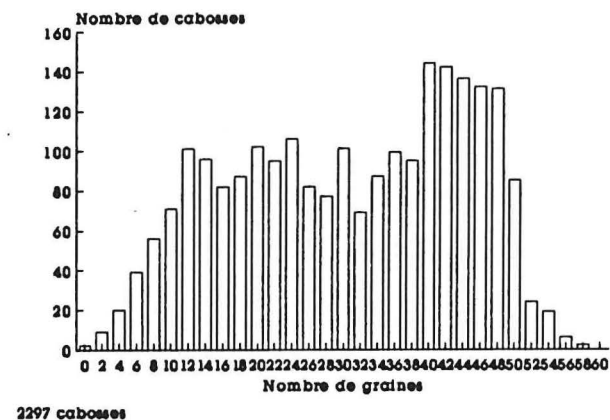
- FIGURE 12A : Histogrammes du nombre de graines par cabosse comparant 200 cabosses des troncs et des branches chez le clone SCA 6.

DESCENDANCE HYBRIDE UF 676 X UPA 402 EN D9.

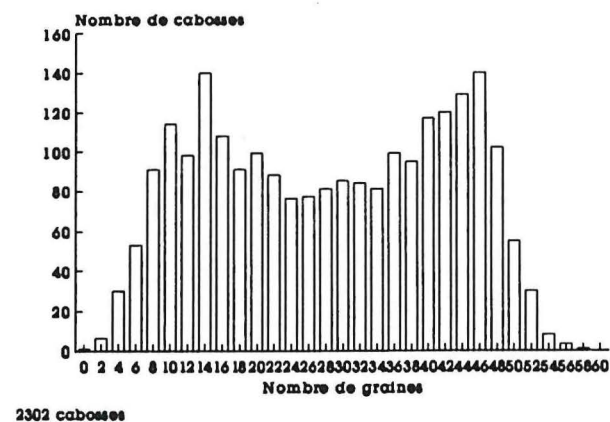
D 9 A OMBRAGE, SANS ENGRAIS



D 9 B1 SOLEIL + ENGRAIS



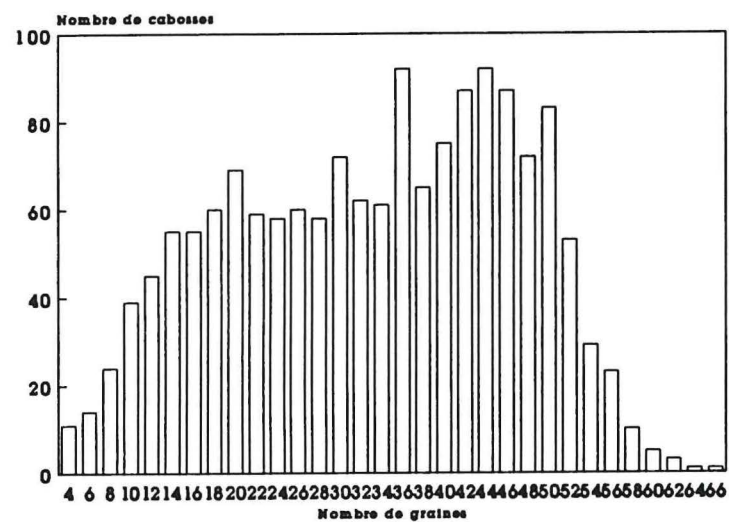
D 9 B2 SOLEIL, SANS ENGRAIS



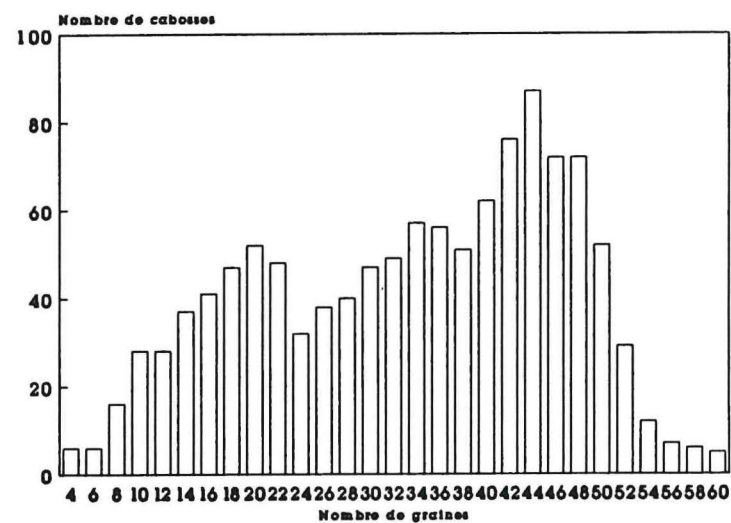
- FIGURE 13A : Histogrammes du nombre de graines par cabosse comparant diverses techniques culturales chez différents matériels.

MELANGE DE DESCENDANCES HYBRIDES EN A4/3

A4/3 HAIES

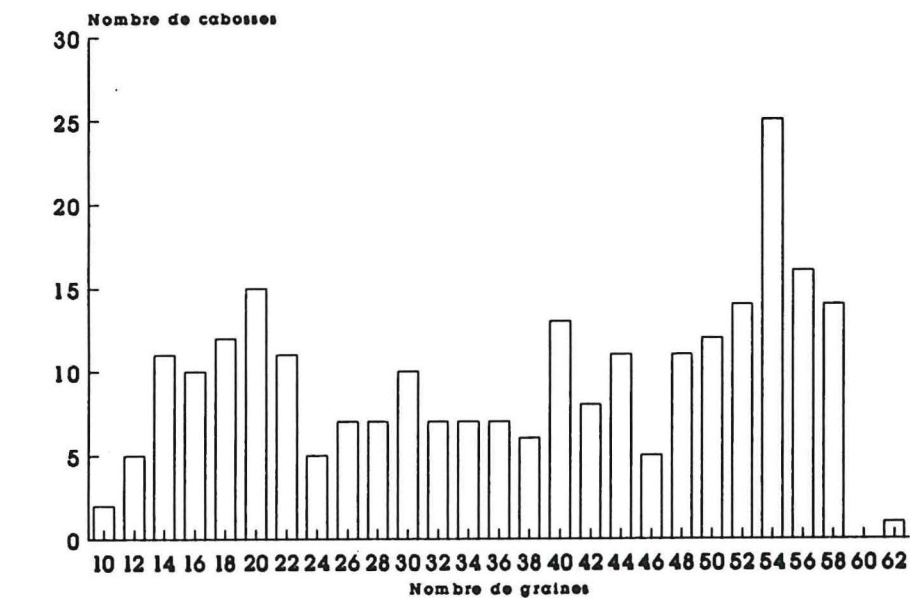


A4/3 TEMOIN

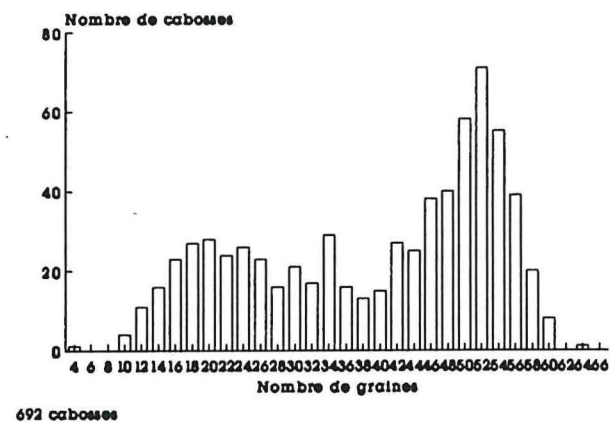


DESCENDANCE HYBRIDE UPA 409 X IFC 371 EN D11/5

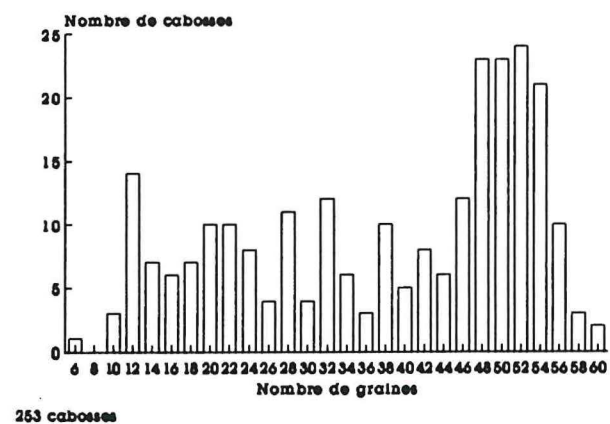
UPA 409 X IFC 371
D 11/5 A



UPA 409 X IFC 371
D 11/5 B

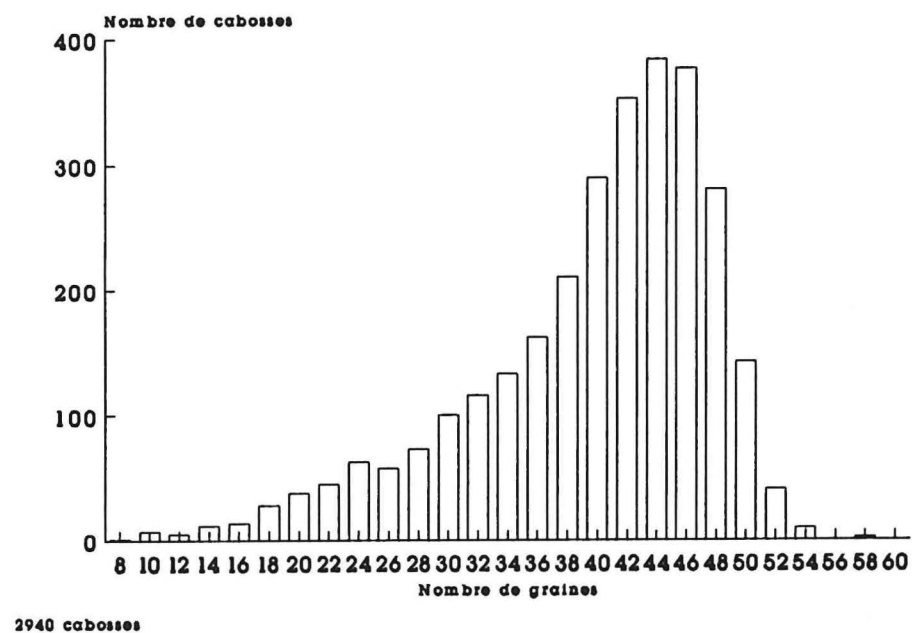


UPA 409 X IFC 371
D 11/5 T

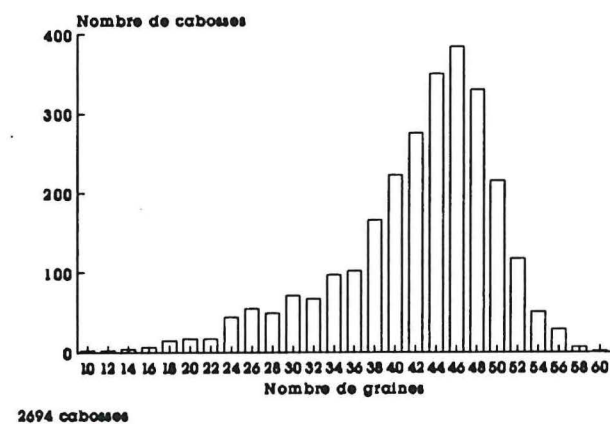


DESCENDANCE HYBRIDE IFC 705 X IFC 5 EN D11/5

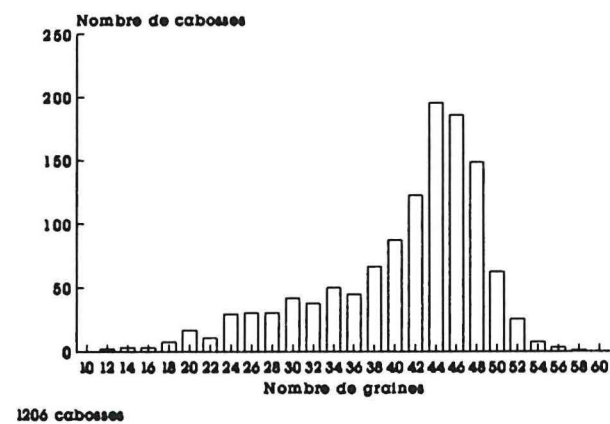
IFC 705 X IFC 5
D 11/5 A

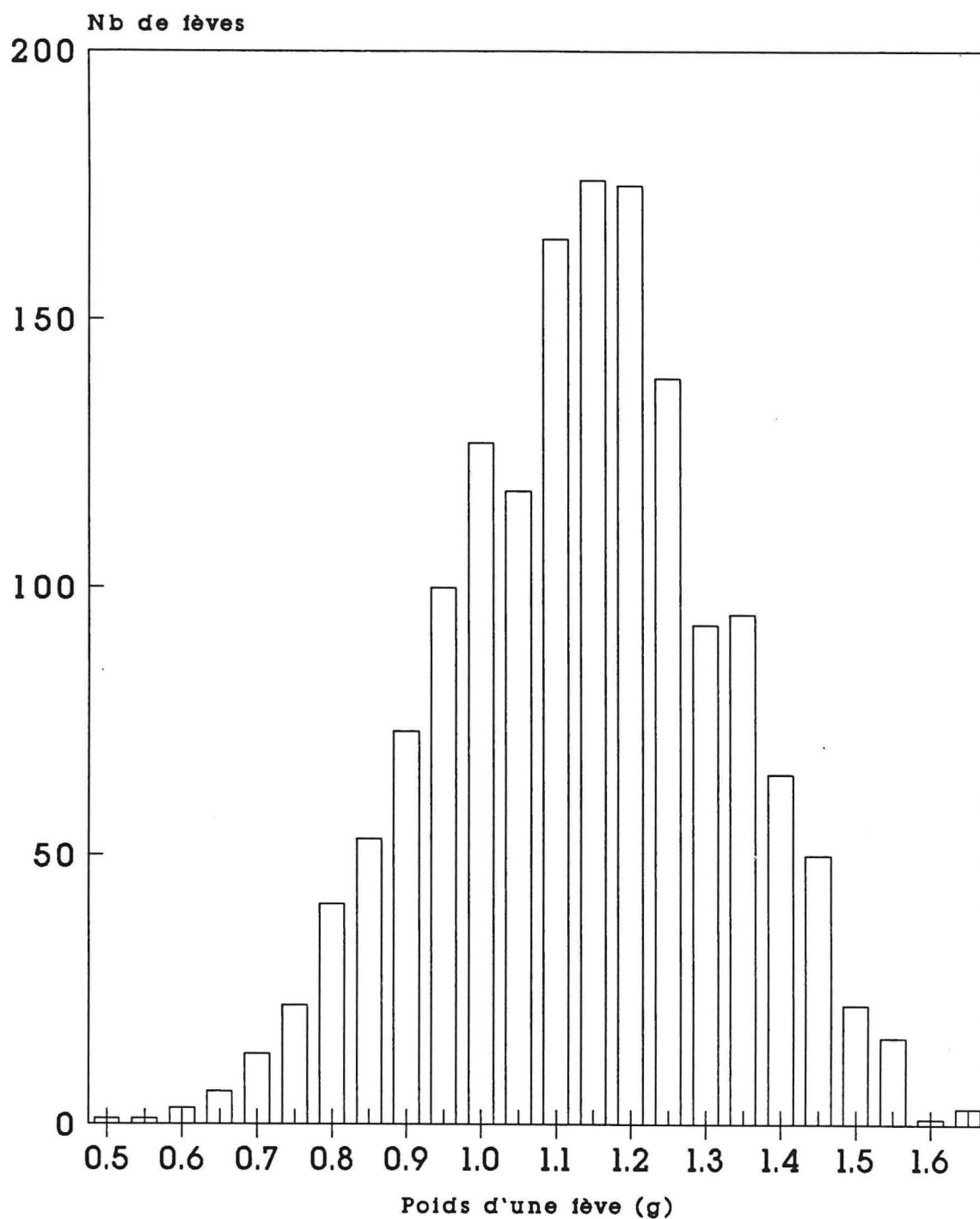


IFC 705 X IFC 5
D 11/5 B



IFC 705 X IFC 5
D 11/5 T





- FIGURE 16A : Histogramme du poids d'une fève séchée du clone SCA 6, établi à partir de 1558 fèves.

EVOLUTION DE LA PRODUCTION (TIPA DIPA , extension 1967)

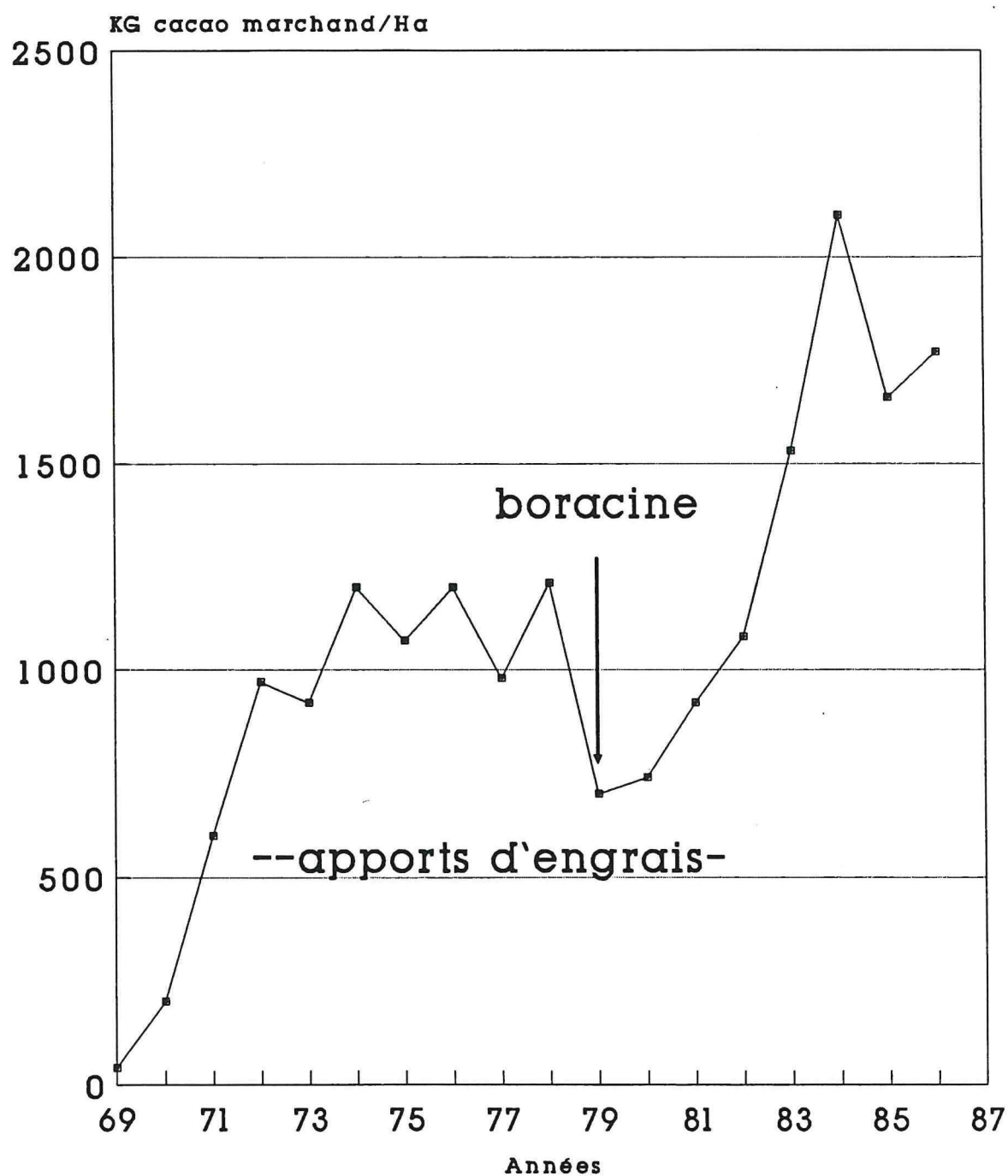


FIGURE 18A : Production, avant et après épandage de bore, en Kg de cacao marchand par Ha.
(d'après NAU, IRCC, comm.pers.)

SUMMARY

The influence of production factors occurring during the fructification of different cacao cultivars is studied on the three yield components, which are : pod number, mean bean number per pod and mean weight of bean. Particular emphasis is given to incomplete filling of the pods, a common problem in cacao cultivation. The factors analysed are : flowering intensity, mean ovule number, pollination, genetical origin and germination percentage of pollen, cherelle wilt and some nutritional factors.

The main results are :

- the pod number is not related with the corresponding flowering intensity nor with pollination or cherelle wilt ratios. The genetical origin of the pollen, important in hand-pollination, seems to be of little importance in natural pollination.

- the mean bean number per pod depends on the genotype of mother tree, on the genetical origin of pollen and on nutritional factors as variations within the season, between plots, with the position of the pod on the tree and agronomic practices. The results indicate that the genotype of the bean (embryo and albumen) and the nutritional status are determinants of the incomplete filling of pods. The seasonal or physiological variations in xylem sap supply and the genetical predisposition to boron deficiency, especially during dry periods, lead to late embryo's abortion which impede complete filling of pods. This phenomenon is apparently characteristic of Upper Amazon Forastero, whereas other types studied, as the Trinitario or Lower Amazon Forastero, are not affected. The predisposition of Upper Amazon cacao is not related to their self-incompatibility.

- the mean bean weight depends on the bearing tree and on the nutritional factors.

The results support the idea that there are no general limiting factors acting during flowering and fruit development. The incomplete filling of pods seems to be related to genetical factors which may interact with nutrition.

The main results with regard pollination, genetical origin of pollen and physiological role of boron are discussed, together with their consequences in genetic improvement and cacao agronomy.

RESUME .

L'influence des facteurs intervenant pendant la fructification de divers cultivars de cacaoyers est étudiée sur le nombre de cabosses, le nombre moyen de graines par cabosse et le poids moyen des graines. Une attention particulière est portée sur le remplissage incomplet des fruits, une anomalie qui diminue beaucoup les rendements dans certaines régions. Les facteurs analysés sont : l'intensité de la floraison, le nombre moyen d'ovules par ovaire, la pollinisation, la germination du pollen, l'origine génétique du pollen, le flétrissement des fruits et certains facteurs nutritionnels.

Les principaux résultats sont les suivants

- le nombre de cabosses n'est lié ni à l'intensité de la floraison correspondante, ni aux taux de pollinisation et de flétrissement des fruits. L'origine génétique du pollen, importante en pollinisation artificielle, ne semble pas jouer un rôle fondamental en pollinisation naturelle ;

- le nombre moyen de graines par cabosse varie avec le génotype de l'arbre-mère, l'origine génétique du pollen et des facteurs nutritionnels comme l'emplacement sur l'arbre, la saison, la parcelle, le dispositif agronomique et les techniques culturales. On en conclut que le génotype des graines (embryons et albumens) et des facteurs nutritionnels sont liés au mauvais remplissage des cabosses. Les variations saisonnières et/ou physiologiques dans l'alimentation en sève brute et la sensibilité génétique à la déficience en bore provoquent des avortements tardifs d'embryons, en particulier lors des sécheresses, empêchant le remplissage complet des fruits. Ce phénomène semble caractéristique des Forastero Haut-amazoniens, alors que les autres types étudiés, Trinitario et Forastero Bas-amazoniens, présentent un remplissage normal, et n'est pas lié à l'auto-incompatibilité ;

- Le poids moyen d'une graine dépend de l'arbre porteur et des facteurs nutritionnels.

En conclusion, il n'existe pas de "facteurs limitants" de la production pendant la phase de stockage des produits de la photosynthèse dans les fruits. Le phénomène du remplissage incomplet des fruits semble plutôt lié à des facteurs génétiques en interaction avec la nutrition.

Les principaux résultats concernant la pollinisation, la nature du pollen et le rôle physiologique du bore sont discutés, ainsi que leurs conséquences pour l'amélioration génétique et l'agronomie du cacaoyer.